

# Szimulált Mars-analóg környezeti tényezők hatása az intakt, extremofil kriptobiotikus kéreg fotoszintézisére és túlélésére

**RADNAI ZSÓFIA**

Biológia (BSc), III. évf., Növényökológia tagozat, különdíj

Témavezető: dr. habil. Dulai Sándor tanszékvezető

főiskolai tanár

## 1. Bevezetés

A kriptobiotikus kéreg (cryptobiotic crust, CBC, 1. ábra) főleg cianobaktériumokat és más kriptogám élőlényeket (algák, mikrogombák, zúzmók, kisméretű máj- és lombosmohák), kőzetmálladékokat (talaj), ill. gyakran elhalt növényi, valamint a talajfauna állatait és maradványukat tartalmazó, összefüggő réteget alkotó „mikro”-életközösség, amely 0,05–5 mm vastagságú (Pócs 2006; 2008). Pár endolitikus típus néhány cm-ig is előfordulhat kőzetek belsejében. Ezeket a formációkat korábban gyakran nevezték algakéregnek (Komáromi 1979; 1980; 1983), mikrobiotikus talajkéregnek (Eldridge és Greene 1994), biológiai talajkéregnek (Belnap *et al.* 2001) vagy kriptogám kéregnek (Strandling *et al.* 2002; Pócs 2008). Napjainkban azonban általánosan elfogadottá vált a kriptobiotikus kéreg elnevezés (Pócs 2008). Mint azt Pócs (2006) megállapítja, a CBC a Föld sugárzási felszínein határfelületként közvetítő szerepet tölt be a szilárd kéreg, valamint az atmoszféra között elemei egymással, valamint az atmoszférával anyagcsere-kapcsolatban állnak. Ahol nincs összefüggő magasabb rendű vegetáció, ez a képződmény hasznosítja

a fotoszintetikusan aktív radiációt (PAR), ill. hozzájárul a bioszféra szén- és nitrogén-forgalmához. Ugyanakkor azt is megjegyzi, hogy a fogalomkörbe nemcsak az élettelen felszínen, hanem a vegetáció borításával módosuló aktív felszínen kialakuló corticol, epiphyll bevonatokat, de a mesterséges felszíneket is ide szükséges sorolni, amennyiben azok megfelelnek a CBC definíciós követelményeinek. A CBC-k a legnagyobb összefüggő bevonatokat a Föld arid és szemi-arid sivatagos területein alkotják (Johansen 1993; Pócs 2006), de jelentős mértékben elterjedtek a szavanna és a mediterrán zónában is. A mérsékelt övben legnagyobb mennyiségben a füves és az erdős sztyepp zónában találhatók, elterjedtek a Kárpát-medence szikes területén, homokpuszta-gyepjeiben és löszfalain is. Szintén jelentős mennyiségben fordulnak elő magashegyi és arktikus területeken (Komáromi 1976; 1979; 1980; 1983; 1985, Pócs, 2006).

A CBC-k intenzív kutatását Friedmann és munkatársai kezdték el az izraeli sivatagos területeken, majd az Antarktisz sivatagainak területén, ahol a megfelelő termodinamikai állapotban lévő víz csak időszakosan és erősen korlátozott mennyiségben áll rendelkezésre (Friedmann *et al.* 1967; Friedmann 1971; 1972; Friedmann és Galun 1974; Friedman *et al.* 1976; Friedmann, 1993; Friedmann *et al.* 1994). Magyarországon a CBC-k rendszertani és ökológiai vizsgálata tekintetében Komáromi és Pócs végeztek alapvető jelentőségű munkát (Komáromi 1979; 1980; 1983; 1984; Pócs 2006; 2008).

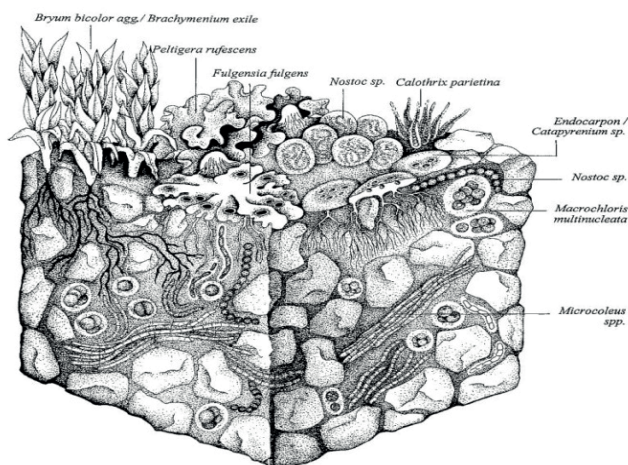


Fig. 1.1. Schematic block diagram of a biological soil crust with typical colonizers. Thickness of the layer about 3 mm, organisms not drawn to scale. (Illustration Renate Klein-Rödder)

1. ábra A kriptobiotikus kéreg sematikus felépítése (Klein-Rödder illusztrációja, Belnap *et al.* 2001 tanulmányából)

A CBC-k szerkezeti kutatása és típusokba sorolása viszonylag rövid múltra tekint vissza. A morfológiai alapon történő osztályzás tekintetében Komáromi (1976) végzett úttörő kutatásokat, aki a kérgeket hat növekedési alaptípusba sorolta. Belnap 2001-ben publikált munkájában morfológiai és funkcionális karaktereket is figyelembe vesz, főleg a fagyos időszak alatti viselkedést illetően. A kriptobiotikus kéreg legújabb és legátfogóbb tipizálását Pócs (2008) végzi el egy nagyon gazdag, mind az öt kontinenst átölelő vizsgálati anyagra támaszkodva, és mintegy 10 talajlakó és 12 sziklaklakó típust különít el. Habár a tipizálást főleg morfológiai alapokon végzi, a típusok következtetni engednek az élőhelyen uralkodó környezeti tényezőkre és túlélési stratégiákra is. Az egyes típusok ismertetése meghaladja az alfejezet kereteit, ezért csak a dolgozat lényegét érintő, legfontosabb összetételbeli kérdésekkel foglalkozom.

A CBC-k szén- és nitrogénforgalmát tekintve legfontosabb és általában uralkodó építőelemei a cianobaktériumok. Fotoszintetizáló képességük miatt a kéreg fénnyel még jól ellátott, felső rétegében helyezkednek el, a producens szintet képviselve. Fotoszintetizáló apparátusuk bizonyos esetekben rendkívül stressztoleráns, ill. a nagymértékben korlátozott időszakot képesek inaktív állapotban átvészelni, majd a körülmények javulásával gyorsan regenerálódni. Rajtuk keresztül történik a levegő nitrogéntartalmának megkötése és továbbítása az életközösség más elemei felé (Moore 1998). A kéreg cianobaktérium diverzitása általában még sivatagi vagy arktikus körülmények között is magas (Golubič 1967; Patova és Sibkov 2001; Pócs 2006). A kékbaktériumok mellett fotoautotróf komponensként a kéreg gyakran tartalmaznak eukarióta algákat is, amelyek főleg zöld- és sárgásmoszatok. Sziklás felületen vagy száraz klímában részarányuk csökken, előfordulásuk kevésbé tömeges, mint a cianobaktériumoké (Austin 1998, Pócs 2006).

Mind a kéregtelepű, mind a leveles zúzmók fontos alkotórészei a CBC-knek. Tulajdonképp maga a zúzmószimbiózis is a CBC evolúciójával párhuzamosan alakulhatott ki (Pócs 2006). Sivatos vagy félsivatos területeken a kéregben gyakran uralkodóvá válnak. Kísérleteink jelentős hányadát én is sivatagi eredetű zúzmótelepeken végeztem. A zúzmók mellett a kéreg alsóbb rétegeiben viszonylag nagy faj- és egyedszámban fordulnak elő szaprofita gombák. A kéregben néha tömegesen jelennek meg telepes májmohák, de az apró termetű aprokarp lombosmohák is szinte állandó tagjai a sivatagi, félsivatagi kéregnek. A májmohák általában a rövid ideig nedves kéregre jellemzőek, több nemzetséghez tartozó faj is tömegesen fordul elő, melyek rhizoidjai átszövik a cianobaktérium kérget. A lombosmohák közül főleg a *Pottiaceae*, a *Ditrichaceae* és a *Funariaceae* családok fajai gyakoriak (Pócs 2006).

A kéregket nagy változatosságban lakják egyéb prokarióta szervezetek is, mint a vas- és kénbaktériumok. Az előbbieket tevékenysége során a kéregben egy vas-oxid réteg is megjelenhet (Straub *et al.* 1996), jelentős szerepük van a ferro- és ferrivegyületek átalakításában, az utóbbiaknak pedig a szulfátredukcióban. A nitrifikáló és denitrifikáló baktériumok szerepe közismert. Ezen kívül még számos heterotrof baktérium is él a kéreg alsó rétegeiben vagy a cianobaktériumok kocsonyaburkában, így ezek a dekompozícióban is szerephez jutnak (Pócs 2006).

## 1.1. A fluoreszcencia indukciós módszer és alkalmazása a funkcionális ökológiában

Amennyiben egy sötétadaptált fotoszintetizáló objektumot megvilágítunk, azt tapasztaljuk, hogy a klorofill-a fluoreszcenciájának intenzitása (pontosabban kvantumhatásfoka) az időben változik, jól definiálható lokális maximumok és minimumok sorozatán keresztül éri el az egyensúlyi (steady state) értéket. Ezt a jelenséget fluoreszcencia indukciónak vagy első leírója nyomán Kautsky-effektusnak nevezzük (Kautsky és Hirsch 1931). A jelenség hátterében álló folyamatok részletezése a dolgozat kereteiben nem indokolt, ezért a továbbiakban csak a vizsgálati eredmények megértése szempontjából fontosabb összefüggésekre szorítkozom.

A fluoreszcencia fény intenzitása és kinetikája alapján lehetőség nyílik a gerjesztési energia fotoszintetikus folyamatokban történő hasznosulásának meghatározására (Krause és Weiss 1991). Amennyiben az első stabil akceptor ( $Q_A$ ) oxidált, akkor megnő a fotokémiai energiahasznosítás valószínűsége, ami fluoreszcencia csökkenést eredményez. Az ezzel kapcsolatba hozható kioltási folyamat a fotokémiai kioltás ( $qP$ ). A redukált  $Q_A$  azonban nem képes újabb elektront fogadni a reakciócentrum felől, így megnő az alternatív folyamatok, azaz a fluoreszcencia és a hő formájában történő energia disszipáció valószínűsége. A hő formájában megvalósuló energia disszipáció hátterében bo-

nyolult molekuláris mechanizmusok állnak (Horton *et al.* 1991; Horton és Ruban 1992; Ruban és Horton 1992; Ruban *et al.* 1992), melyek szerepe esszenciális a PS II fénybefogásának regulációjában, és összefoglaló néven nem-fotokémiai kioltásnak ( $q_N$ , NPQ) nevezzük. Ezt az irodalomban kialakulásának mechanizmusától függően, valamint különböző inhibitorok alkalmazásával még további komponensekre osztották:  $q_E$ , energifüggő kioltás;  $q_T$ , a state átmenetekhez kapcsolható kioltás;  $q_L$ , a lassan vagy egyáltalán nem reverzibilis kioltási komponens (Demming és Winter 1988; Horton és Hauge 1988; Walters és Horton 1991).

Amennyiben egy fotoszintetizáló objektumra erős korlátozó tényezők hatnak, az elnyelt fényenergia egyre kisebb hányada hasznosulhat fotokémiai úton, valamint fordítódhat a  $CO_2$  megkötésére és redukciójára (Smirnoff, 1993). Habár a túlzott mértékű gerjesztési energia egy része szabályozott (hő) formában disszipálódhat (Demming-Adams *et al.* 2006), megnő az elektrontranszport-lánc túlredukálódásának a valószínűsége, ami oxidatív károsodáshoz vezet (Smirnoff 1993, Flexas *et al.* 2006, Hideg *et al.* 2000, Dulai *et al.* 2014). Ezeknek a károsodásoknak, ill. a fotoszintetikus folyamatok korlátozott időszak alatti leszabályozásnak detektálására, valamint a fényenergia-kémiai energia konverzió hatásfokának becslésére bizonyos fluoreszcencia quenching-paraméterek edényes, kriptogám növényekben és cianobaktériumokban is alkalmasak (Björkmann és Demming-Adams, 1994; Screiber *et al.* 1994). A módszer érzékenysége és informatív volta miatt a funkcionális ökológiai és az asztrobiológiai kutatásokban is széles körben alkalmazzák (Tuba *et al.* 1994; 1996; Ball *et al.* 1995; Dulai *et al.* 1998; 2012; 2013; Vizi *et al.* 2013; de Vera *et al.* 2014, Dulai *et al.* 2014).

### 1.1.1. A módszer alkalmazása cianobaktériumok fotoszintézis-ökofiziológiai vizsgálatában

Mivel a vizsgálataimat jelentős részben intakt cianobaktérium kérgeken vagy cianobaktériumos CBC-ken végeztem, szükségesnek érzem azoknak a jellegzetességeknek és eltéréseknek a bemutatását, amelyek a cianobakteriális quenching analízist (6B. ábra) a növényekre jellemzőtől megkülönböztetik. A klorofill fuoreszcencia indukciós módszert alapvetően növényekre fejlesztették, azonban a cianobaktériumok fotoszintézisének és ökofiziológiai folyamatainak tanulmányozására is alkalmas (Büchel és Wilhelm. 1993; Hovenden és Seppelt 1995; Lüttge *et al.* 1995; Campbell és Öquist 1996; Jensen és Siebke 1997; Leisner *et al.* 1997; Campbell *et al.* 1998). Ez részben annak köszönhető, hogy a kékbaktériumok fotoszintetizáló apparátusának felépítése és működése nagymértékben hasonló a kloroplasztiszokéhoz. Ugyanakkor néhány alapvető különbséget szükséges megállapítanunk.

- A cianobaktériumok belső membránrendszere nemcsak fotoszintetizáló, hanem egyben légzőmembrán is. Ennek megfelelően tartalmazza mind a fotoszintézis, mind a respiráció makromolekuláris komponenseit és folyamatrendszereit (Jones és Myers 1963; Scherer *et al.* 1982), sőt bizonyos esetekben a fotoszintetikus és a légzési elektrontranszport szimultán megy végbe. Ennek megfelelően a cianobaktériumok jellegzetes fluoreszcencia szignálja a fotoszintetikus és a légzési folyamatok interakciójának eredménye (Campbell *et al.* 1998), ennek megfelelően bizonyos mértékig eltér a kloroplasztiszt tartalmazó eukariótákétól (6. ábra).
- Különbség mutatható ki a pigmentösszetételben és a pigment-protein komplexek szerveződésében is. Míg a klorofillos növényekben az *in vivo* chl. fluoreszcencia nagyrészt a PS II chl. típusú pigmentjeiből ered, addig a cianobaktériumokban a fikobilinnek is szerepet játszanak ebben a folyamatban, melyek fluoreszcencia-spektruma átfedi a klorofillok spektrumát. Mindamellet a cianobaktériumok fénygyűjtő rendszere részben eltér a kloroplasztiszokban lokalizált fotoszintetizáló apparátusétól. A cianobaktériumokban ui. a fikobiliproteinek a

tilakoid membránok felszínén elhelyezkedő, hatékony fényabszorbeáló struktúrákba, az ún. fikobiliszómákba szerveződnek, míg a növényekben ezt a funkciót a membrán integráns LHC II tölti be. E fénybegyűjtésben tapasztalható különbségek a fluoreszcencia hatásfokváltozásaiban is megnyilvánulnak (Campbell *et al.* 1998).

- A fénygyűjtő rendszerek mellett a két fotokémiai rendszer egymáshoz képesti aránya is eltérhet a klorofillos növényekétől. Irodalmi adatok szerint a cianobaktériumokban a PS II részaránya kisebb, ill. kisebb hányadát adja az összklorofill-tartalomnak (Myers *et al.* 1980; Papageorgiu 1996). Emiatt a változó fluoreszcencia ( $F_v$ ) megítélése is nehezebb, hiszen itt az iniciális ( $F_0$ ) fluoreszcenciában a PS II, a fikobiliproteinek és valószínűleg a PS I klorofill tartalma is szerepet játszik (Papageorgiu 1996). Ennek megfelelően az  $F_0$  jelentős mértékben függ a fikobilin koncentrációtól. A magasabbrendűekben a sötétadaptált helyzetben mért maximális kvantumhatásfok ( $F_v/F_m$ ) pontosan tükrözi a PS II elméletileg lehetséges maximális hatékonyságát, hiszen itt mind az  $F_0$ , mind az  $F_v$  nagyrészt a PS II-ből ered (Björkman és Demming 1987). Mivel a cianobaktériumokban az  $F_0$  kialakulásában a fikobilinnek is részt vesznek, valamint a PS II az összklorofill-tartalom csak kisebb hányadát adja a fenti megállapítás sokkal óvatosabban kezelendő (Büchel és Wilhelm 1993; Papageorgiu 1996; Schreiber *et al.* 1995, Campbell *et al.* 1998). Ezt az is alátámasztja, hogy a fikocianinhányos mutánsok  $F_v/F_m$  értékei jóval meghaladják a vad típus ugyanezen értékeit (Campbell *et al.* 1998).
- Cianobaktériumokban és az ezeket tartalmazó zúzmókérgekben a fotokémiai kioltás ( $qP$ ) a nevelési fényintenzitáson általában magasabb, mint az edényes növényekben, és kevésbé érzékeny a gerjesztési energia növelésére (Clarke *et al.* 1993; Lüttge *et al.* 1995; Strasser *et al.* 1995; Campbell *et al.* 1996; Clarke és Campbell, 1996; Campbell *et al.* 1998). Ezzel szemben a magasabbrendűekben a  $qP$  értéke a gerjesztési energia emelésével párhuzamosan csökken. Mindez valószínűleg az összetett és flexibilis elektrontranszport-rendszernek, valamint az alacsony PS II/PS I arálynak köszönhető, amelyek közvetve csökkentik a PS II akceptor oldali túlredukáltságának mértékét (Hirano *et al.* 1980; Badger és Schreiber 1993; Geerts *et al.* 1994; Meunier *et al.* 1995; Campbell *et al.* 1996; 1998). Másrészt mivel a fotoszintetikus és a légzési elektrontranszport kapcsolt, az elektronok „elszívásában” az oxigén mint a légzési lánc végső akceptora is szerepet játszik (Miller *et al.* 1990; Miller *et al.* 1991; Schreiber *et al.* 1995). Mindezt az is alátámasztja, hogy a fotoszintetikus elektrontranszport részleges cianidérzékenységet mutat (Schubert *et al.* 1995).
- Míg a növényekben a nem-fotokémiai fluoreszcencia kioltás (NPQ) legfontosabb komponense a lumensavanyodás másodlagos következményeként értelmezhető energiafüggő kioltás ( $qE$ ; Adams és Demming-Adams 1993; Gilmore és Yamamoto 1993; Gilmore 1997), addig a cianobaktériumokban leginkább a két fotokémiai rendszer közti energiamegoszlást tükrözi (Campbell 1996; Sundberg *et al.* 1997; Campbell *et al.* 1998), amely az ún. state-átmenetek során valósul meg. Ez összefüggésben áll a fikobiliszómák két fotokémiai rendszer közti laterális elmozdulásával (Mullineaux *et al.* 1997). Másrészt az NPQ számításához szükséges korrekt  $F_m$  meghatározása a cianobaktériumokban diuron kezeléssel történik a quenching analízis végén (6B. ábra), amely a baktériumsejtre nézve letális. Hasonlóan az edényes növényekhez és az eukarióta algákhoz, mind a vízi, mind a terresztris cianobaktériumok fotoszintetikus aktivitásának becslésére széles körben elfogadott a PS II effektív (aktuális) kvantumhatásfoka ( $\Delta F/F_m$ ; 6. ábra, Genty *et al.* 1989; Lüttge *et al.* 1995; Rascher *et al.* 2003) mérsékelt és extrém korlátozó tényezők hatása alatt egyaránt. Hasonlóan ezekhez a tanulmányokhoz mind a



Mars-szimulációs kamrában végzett kezelések, mind az egyéb tesztek esetében fő paraméterként én is alkalmazom.

## 1.2. A kriptobiotikus kéreg sajátos válasza az abiotikus környezeti tényezők hatásaira, összefüggésben a földi és a marsfelszíni ökológiai adottságokkal

A CBC aktív sugárzási felszíneken alakult ki (Pócs 2006), ezért ezek a kérgék legtöbbször olyan „stresszdús” környezetben élnek, ahol az abiotikus környezeti faktorok gyakran szélsőséges értékek között váltakoznak (Friedmann *et al.* 1967; Friedmann 1971; 1972; Friedmann és Galun 1974; Friedman *et al.* 1976; Friedmann, 1993; Friedmann *et al.* 1994), ami fellendítette a domináns cianobaktériumok funkcionális ökológiai és stresszélettani vizsgálatát. Az élőhelyekre jellemző magas inszoláció, UV-sugárzás, szalinitás, a folyékony víz krónikus hiánya, a szélsőséges hőmérsékletjárás és az ezek következtében kialakuló oxidatív stressz sajátos, ma még csak részben feltárt alkalmazkodási (adaptációs és akklimációs) mechanizmusokat és széles toleranciaintervallumot követel meg. Nem meglepő, hogy alkotóelemeiket több kutató extremofil szervezetekként kezeli, és a kérgeknek az asztrobiológiai kutatásokban is jelentős szerepet tulajdonítanak (Friedmann 1986; Rothschild és Mancinelli 2001; Pócs 2006; Dulai *et al.* 2012; 2013; Billi *et al.* 2013; de Vera *et al.* 2014). Ezeket az eredményeket felhasználva a kérgeket később a feltételezhető marsi élettel is kapcsolatba hozzák mint földi eredetű modellszervezeteket (Gánti *et al.* 2006. Horváth *et al.* 2006; Szathmáry *et al.* 2007; Dulai *et al.* 2012; 2013; de Vera *et al.* 2014), sőt laboratóriumi és Mars-szimulációs vizsgálatokra alkalmas mennyiségben való gyűjtésükre expedíciókat is szerveznek (Kereszturi *et al.* 2014).

### 1.2.1. A Mars bolygón feltételezhető speciális élőhelyek: a sötét dűnefoltok, környezeti viszonyaik, és a DDS-MSO hipotézis lényege

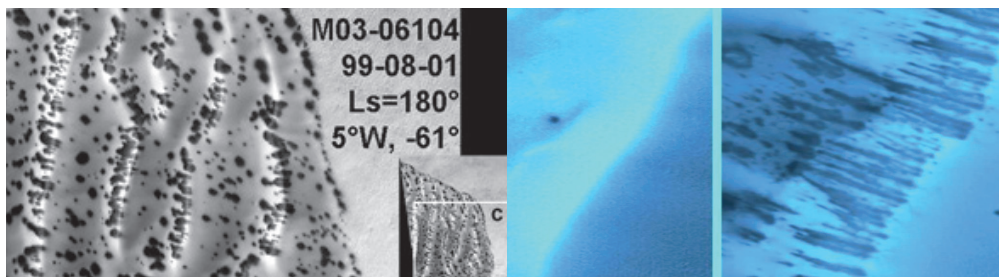
A Marson az átlagos légnyomás és hőmérséklet nagyon alacsony, ezért az ott viszonylag nagy mennyiségben jelenlévő víz szilárd vagy légnemű halmazállapotban fordul elő (a víz a jég szublimációjával kerül a légkörbe). A két pólust övező hósapka összetétele ugyan pontosan nem ismert, de ez feltételezhetően szén-dioxid- és vízjég, valamint szén-dioxid-klarát is előfordulhat (Horváth *et al.* 2006). Bár a bolygó felszínéről ismertek bizonyos fiatal vízmosásra emlékeztető formációk, a légkör fizikai viszonyai miatt ezek csak rövid ideig tartalmazhatnak folyékony vizet, hiszen az gyorsan elpárolog. Egy magyar asztrobiológiai kutatócsoport munkatársai azonban feltételezik, hogy bizonyos területeken, speciális körülmények között folyékony víz olyan rendszerességgel előfordulhat, hogy az biotópot képezhet egyszerűbb, hipotetikus élőlények számára (Horváth *et al.* 2001; Gánti *et al.* 2003, Horváth *et al.* 2006; Szathmáry *et al.* 2007; Gánti *et al.* 2009).

1998-ban Malin és Edget a Mars poláris régióiban (2. ábra) a Mars Global Surveyor (MGS) űrszonda felvételein sötét foltokat fedeztek fel, majd publikálták az ún. szublimációs elméletüket (Malin és Edget 2000). Habár a sötét foltok eredetét pusztán fizikai folyamatokkal magyarázták, felfedezésük részleges áttörést jelentett a Mars életre alkalmas területeinek vizsgálatában. Később erre a megfigyelésre épült egy olyan elmélet, amely a sötét foltokat a feltételezett marsfelszíni szervezetek (*Mars surface organisms*, MSOs) lehetséges élőhelyének tekinti, és ezeket a szervezeteket is esszenciálisnak tartja azok kialakulásában (Gánti *et al.* 2003. Szathmáry *et al.* 2007; Gánti *et al.* 2009).

A Malin és Edget által felfedezett foltok (pl. déli szélesség 70° környékén) ún. „fekete dűnéken” található, amelyeket Horváth és munkatársai (2001) később sötét dűnefoltoknak neveztek (*Dark Dune Spots*, DDSs, 2. ábra). Az is elképzelhető, hogy ezekben a DDS-ekben bár periodikusan, de hosszabb ideig folyékony víz is előfordulhat, sőt

a víz maguknak a foltoknak a kialakulásában is szerepet játszhat. Ezt az is alátámasztja, hogy a foltok a lejtővel párhuzamosan ellipszoid formát vehetnek fel, de megfelelő lejtőszög esetén ezekből a gravitáció mentén folyásra emlékeztető képződmények is kiindulnak (2. ábra; Horváth *et al.* 2006). Lejtős területen a jég alatt is hat a gravitáció, azaz folyások a jég alatt is kialakulhatnak, sőt itt a gyakorlatilag 100%-os relatív páratartalom miatt a folyékony víz az alacsony légnyomás ellenére is hosszabb ideig megmaradhat. Megjegyzendő továbbá, hogy DDS-ek a marsi tél végén, tavasz elején jelennek meg, amikor a hőmérsékleti viszonyok – különösen a szigetelő, de fényáteresztő jégréteg alatt – kedvezőbbek.

Mivel a DDS-ek kialakulása nem magyarázható pusztán fizikai folyamatokkal (Horváth *et al.* 2006), felvetődött, hogy kialakulásukban feltételezhetően biológiai folyamatok is szerepet játszanak. A fentiek ismeretében állították fel Gánti és munkatársai (Horváth *et al.* 2001; Gánti *et al.* 2003) az ún. DDS-MSO (*Mars Surface Organisms*) – elméletet, amelyet később pontosítottak (Szathmáry *et al.* 2007, Gánti *et al.* 2009). Az elmélet lényege, hogy a Mars poláris régióiban kora tavasszal megjelenő foltok folyékony vízre vezethetők vissza, amelyek a jég és a marstalaj határán, a napsugárzás hatására jönnek létre, talán a hipotetikus MSO-k közreműködésével, de mindenesetre életteret biztosítva a számukra.



2. ábra A Mars déli poláris régióiban kialakuló sötét dűnefoltok (DDS-ek, balra), valamint az azokból kiinduló folyásszerű képletek (jobbra). (Forrás: NASA/JPL/Malin Space Science Systems, Collegium Budapest)

Eszerint amennyiben a DDS-ekben valóban fotoautotrof élet feltételezhető, a hipotetikus MSO-k cianobaktérium-, esetleg zúzmószerű élőlények lehetnek. Mindenesetre itt jegyzem meg, hogy hatékony energiaátalakító apparátussal szükséges rendelkezniük, hiszen a környezeti körülmények miatt viszonylag rövid idő áll rendelkezésre az autotrof energiaátalakításra. Horváth és munkatársai (2006) szerint az is elképzelhető, hogy ezek a bolygó korábbi kedvezőbb stádiumában széles körben elterjedt élet egyszerűbb képviselőinek végletekig alkalmazkodott utolsó maradványai. Pócs (2006) szerint a hipotetikus MSO-k legjobb földi analógja a jelentős részben cianobaktériumokból álló ún. kriptobiotikus kéreg (*Cripto biotic Crust*, CBC). A továbbiakban a CBC-k vagy adott esetben bizonyos komponenseik sajátos alkalmazkodását, ill. a környezeti tényezőkre adott ökoфизиológiai válaszait a fentiekkel összefüggésben ismertetem.

### 1.2.2. Szárazságtűrés, kiszáradástolerancia, sótűrés

Földi körülmények között a CBC-k – hasonlóan a Marson feltételezett MSO-khoz – a vízellátottság szempontjából erőteljesen korlátozott időszakokat képesek átvészelni. Ez azt jelenti, hogy sokkal hosszabb időt töltenek kiszáradt állapotban, mind víztelített formában (Pócs 2006). A marsi dűnefoltokra jellemző körülmények hasonlóbbak a sarkvidéki permafroszt talajokhoz, ahol a folyékony víz hiánya korlátoz (Horváth *et*

al. 2006), hiszen a jég számukra hasznosíthatatlan, míg a trópusi vagy a szubtrópusi sivatagok esetében a víz hosszú időn át ténylegesen hiányzik. Ennek következtében a CBC-k viszonylag rövid időszakokat töltenek hidratált állapotban, ezért a fotoszintézisük és az egyéb metabolikus folyamataik nagyrészt erre az időszakra korlátozódnak. A cianobaktériumok kiszáradástoleranciája a száraz időszak átvészelésének egyik leghatékonyabb módja (Potts és Friedmann 1981; Potts 1994). A mérsékelt vagy a köztes vízvesztés kivédése részben lehetséges kompatibilis oldatok segítségével. Bizonyos diszcharidok (trehalóz, szacharóz) védelmet nyújthatnak a sejtfehérjék hidratáburkának a megőrzésében (Reed *et al.* 1984, Flechtner 2007). A trehalóz szerepe ezen túlmenően a membránok szerkezetének és funkcióinak fenntartásában is szerepet játszhat (Potts 1994). Egyes vélemények szerint (Broady 1986; Warr *et al.* 1988) ezek a vegyületek a sós sivatagok fajainak túlélése szempontjából jelentősek. A kiszáradástoleranciában ezen kívül bizonyos poliszacharidok extracelluláris kiválasztása is szerepet játszhat, amelyek bizonyos kékbaktériumok védőbevonatának alkotóelemei. Ebben a védőburokban különböző pigmentek is felhalmozódhatnak (gloeocapsin, fuscorhodin, foschoclorin), melyek egyéb funkciók mellett a vízhiány elviselését is segíthetik (Flechtner 2007). Egy másik védekező mechanizmus lehet az ún. akinéta képzés. Ezek a kitartósejtek minden bizonnyal szerepet játszhatalnak a száraz időszak átvészelésében, de képződésükre és pontos feladatukra egyértelmű válasz eddig nem született (Potts 1994; Flechtner 2007).

A hatékony fotoszintézis gyors helyreállítása az újranedvesedés során esszenciális a kéreg minden fotoautotrof alkotójának. Ezzel kapcsolatban a kiszáradástolerancia két stratégiája is kialakult. Az egyik a poikiloklorofill (PDT), a másik a homoioklorofill (HDT) „életforma”. Az előbbi a kedvezőtlen időszakot a klorofilltartalom lebomlása mellett, a második azt megőrizve vészeli át (Tuba 1987; Tuba *et al.* 1996; 1998), így a gyors relaxáció szempontjából az utóbbi kétségtelenül előnyösebb. A rövid idejű kedvező időszak kihasználása nemcsak a fotoszintetikus apparátus hatékony működésén, hanem a nagy fajlagos fotoszintetizáló felszínen is múlik. Ez a cianobaktériumoknál és az eukarióta algáknál a kis méret miatt adott, a mohák esetében pedig különböző felületnagyságbóító képletek segítségével valósul meg (Krupa 1984; Frey és Kürschner 1988, Pócs 2006).

A magas szalinitás a vízhiányhoz hasonlóan ozmotikus stresszt is jelent, másrészt számolhatunk egy erős ionikus hatással is (Allakhverdiev *et al.* 2000a; 2000b; 2002; Dulai *et al.* 2010). A sótűrés tanulmányozása a kitűzött célok mentén azért is fontos, mert ha a Marson folyékony víz elő is fordul, akkor az valószínűleg koncentrált fémsó oldat, amely mind a hipoteikus MSO-k vízfelvétele, mind az energiaátalakító, mind az információs rendszerüket károsíthatja. Erre az egyik legjobb példa, hogy cianobaktériumokban a közeg magas sótartalma nemcsak a II. fotokémiai rendszer (PS II) reakciócentrum proteinjét ( $D_1$ ), képes károsítani, hanem annak *de novo* szintézisét is transzkripció vagy transláció szinten. Mindez valószínűleg reaktív oxigéngyökök (ROS) keresztül valósul meg (Allakhverdiev *et al.* 2002). Természetesen a cianobaktériumok sótűrése közismert, hiszen nagy mennyiségben fordulnak elő tengerpartokon vagy szikesek és sós sivatagok CBC-iben is (Oren és Seebach 2001, Pócs *et al.* 2006). Mindezek az ozmotikus stressz elviselésén túl az ionok kizárásával vagy semlegesítésével kapcsolatban hatékony védekező mechanizmusokat feltételeznek (Oren 1993).

### 1.2.3. Hőmérsékleti tolerancia

Amikor az élő szervezetek hőmérséklettűréséről beszélünk, magas és alacsony hőmérsékleti hatásokat célszerű figyelembe venni. A dolgozatnak nem tárgya a magas hőmérséklettel szembeni tolerancia hátterében álló mechanizmusok ismertetése, habár a CBC-k közismert élőhelyeiken gyakran ki vannak téve hőstressznek, és sok esetben annak extrém mértékét is elviselik. Ugyanakkor érdekes módon gyakran ugyanazok a fajok fordulnak elő extrém fagyos és extrém meleg élőhelyeken (Pócs 2006). Legjobb pél-



da erre, hogy az egyes *Gloeocapsopsis* vagy *Microcoleus* fajok mind az Antarktisz, mind a Szahara talaján megtalálhatók, így elméletileg az abszolút toleranciaintervallum elérheti a 140 °C-ot (természetesen nem egy adott populációé, hanem a fajé) (Horváth *et al.* 2006; Pócs *et al.* 2006). Mindenesetre a hőmérsékleti szélsőségekkel szembeni hatékony védekező/alkalmazkodó képesség lehet az oka ennek a széles, ráadásul extrém élőhelyeken történő elterjedésnek és ezért utalnak ezekre a szervezetekre mint Mars-analóg élőlényekre (Friedmann és Ocampo-Friedmann 1995).

A marsi dűnefoltok területén a hőmérséklet a -60, -70 °C-ot is elérheti, ugyanakkor a képződött jég alatt a víz valószínűleg mégsem fagy meg. Erre a választ részben a jégréteg és a benne rekedt gázfázis jó szigetelő képessége (Horváth *et al.* 2006) adja meg. Másrészt a jégrétegen a napsugárzás áthatol, melegítve ezzel az alatta lévő teret, ill. a víz sótartalma a fagyáspontot is csökkenti. A Mars déli féltékéjének tavasza elején, amikor a napsugárzás beesési szöge megnő, kiterjed a DDS-ek területe is, ami a jég alatti vízlencse térfogató-növekedésével járhat együtt. A felületi jég elszublimálása után a nyílt sötét területek valószínűleg még több fényt nyelnek el, mint a jég alattiak, így melegedésük erőteljesebb lehet. Ilyenkor a nyílt felszínnek hőmérséklete kissé 0 °C fölé is emelkedhet. Ugyanakkor az is ismert, hogy bizonyos prokarióta szervezetek -15 °C alatt néhány fokkal is képesek bizonyos növekedésre (Horváth *et al.* 2006), de akár -30 °C-ig asszimilálhatnak is. Földi körülmények között ezek a szervezetek akár az arktikus gleccserjég vízlencséiben is megélnek (Mueller *et al.* 2001), és elviselik a fagyást is (Zakhia *et al.* 2008). Az is ismert, hogy az antarktisi sivatagok télen -70 °C alá hűlnek, mégis nagy diverzitású CBC-kkel rendelkeznek. Mindez maga után vonja belső membránrendszereik erős alacsony hőmérsékleti stabilitását, még akkor is, ha a különösen hideg periódust inaktív állapotban vészeli át.

#### 1.2.4. A látható fény és az UV-sugárzás hatásai és tűrése

A fotoszintetikus apparátus felépítése révén képes egy meghatározott mennyiségű fényenergia elnyelésére és kémiai energiává történő átalakítására. Ehhez képest az aktuális fényintenzitás lehet kevesebb vagy több. Amennyiben a fényintenzitás kevesebb, mint amit a növény átalakítani és hasznosítani képes, a fény gyakorlatilag maximális hasznosítása mellett is a fotoszintézis alacsony intenzitással működik. Ebben az esetben a pigmentösszetétel és a fotoszintetikus apparátus felépítésének módosítása révén lehetőség van – hosszútávon – az abszorbeált fényenergia mennyiségének növelésére (Lichtenthaler *et al.* 1984). Ezzel szemben a fényintenzitás növelésével mindaddig nő a fotoszintetikus folyamatok intenzitása, amíg el nem éri a maximális kapacitást. Ilyenkor azok a folyamatok válnak egyre jelentősebbé, melyek arra irányulnak, hogy az abszorbeált, de már hasznosulni nem képes fényenergiát olyan formává alakítsák át vagy vesszék el, amely kevésbé károsító (leszabályozó mechanizmusok).

Amennyiben a gerjesztési energia mennyisége meghaladja a védekező és szabályozó folyamatok kapacitását, képes károsítani a fotoszintézist, és az ún. fénygátláshoz vezet (Kok, 1956; Kyle *et al.* 1984; Barber and Andersson 1992; Aro *et al.* 1993; Andersson és Aro, 1999). Az erős fényintenzitás legfontosabb hatása a PS II core komplexében elhelyezkedő D<sub>1</sub> (reakciócentrum) protein degradálása reaktív oxigéngyökökön (ROS) keresztül, melynek következtében csökken az elsődleges töltés-szétválasztás és a PS II által hajtott elektrontranszport kvantumhatásfoka (Vasset *et al.* 1992; Aro *et al.* 1993; Hideg *et al.* 1994; Andersson és Barber, 1996).

Mivel természetes körülmények között a CBC-k az év nagyobb részében ki vannak téve az erős besugárzásnak, a magas fényintenzitáshoz egyrészt alkalmazkodhattak, másrészt a nap nappali szakaszában jellemző körülményeket gyakran inaktív állapotban vészeli át, mivel ekkorra víztartalmuk nagyobb részét elveszítik. Emellett a kérgek cianobaktérium komponenseinek esetében ismert jelenség az ún. motilitás, ami a fény

és hőmérsékleti viszonyoktól függő vertikális mozgást eredményez (Garcia-Pichel *et al.* 1994; Pócs *et al.* 2006). Harmadrészt – habár a feltételezett MSO-k – energia átalakító apparátusáról csak feltételezéseink lehetnek, marsi körülmények között a poláris régiók felszíni fényintenzitása kb. 400 mE m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>, tehát viszonylag alacsony. Nem is beszélve arról, hogy ezeknek a hipotetikus szervezeteknek a feltételezett élőhelye a jég, vagy a néhány mm vastag regolitréteg alatt található. Néhány cianobaktérium tartalmú CBC földi körülmények között is hasonló élőhelyeket preferál (Friedmann *et al.* 1984; Rothschild 1995).

Marsi viszonyok között a magas fényintenzitásnál sokkal nagyobb problémát jelent az UV-sugárzás. A Mars légköre ui. csak nagyon korlátozott védelmet nyújt az elektromágneses sugárzás e tartományával szemben (Patela *et al.* 2002). A legnagyobb problémát az jelenti, hogy a 280 nm alatti kemény UV (C) is szinte akadálytalanul jut le a felszínre (Horváth *et al.* 2006), amit a feltételezett MSO-k a felszínen csak valamilyen speciális, általunk nem ismert védekező mechanizmussal élhetnének túl, vagy olyan helyeken, ahol a sugárzás intenzitása alacsonyabb. A Földön 290 nm alatti hullámhosszú sugárzás nem jut le a felszínre. Irodalmi adatok is inkább csak az UV-A, ill. -B hatásairól állnak rendelkezésre (Bebout és Garcia-Pichel 1995; Quesada és Vincent 1997; Sass *et al.* 1997; Ehling-Sculz és Sherer 1999; Vass *et al.* 1999; Oren és Seckbach 2001; He *et al.* 2002; Latifi *et al.* 2009).

A földi CBC-k az arid vagy szemi-arid területeken ki vannak téve jelentős mértékű UV sugárzásnak. A sugárzás szezonális szerepe az északi, ill. a déli hidegövé felé haladva csillagászati földrajzi okok miatt erősödik. Az UV-A és -B DNS-re és a fotoszintézisre kifejtett károsító hatásai közismertek (Sass *et al.* 1997; Oren és Seckbach 2001; Shevela *et al.* 2013). A szervezetek többsége azonban bizonyos szintig tolerálja a sugárzást, másrészt bizonyos védelmi képességekkel is rendelkezik (Mitchell és Karenz 1993).

A cianobaktériumok extra- és intracellulárisan is képesen bizonyos védőanyagok szintézisére és felhalmozására (Pócs 2006). A teresztris cianobaktériumok külső nyálkaburkában történő scytonemin felhalmozás a kérgek felületét sötétre festi, és egyben eredményes UV-szűrő pigment is (Garcia *et al.* 1991; 1992; 1994; 1996; Proteau *et al.* 1993). Egy másik extracellulárisan előforduló védőpigment, a gloeocapsin elsősorban a sziklalakó kérgek esetében jellemző, és a scytonemin-nel együttesen is előfordul. A zúzmók esetében a pigmentek a kéregrétegben fordulnak elő (Rikkinen 1995), védve a gonidiumszerű réteg fotobiontáit. Ilyen pl. a sárga calycin, amely főleg a magashegyek (4000-6000 m) kitettebb részein előforduló telepek védelmében játszik szerepet. Képződését az e területekre jellemző magas UV sugárzás váltja ki (Obermayer és Poelt 1992). A cianobaktériumok sejten belül is halmoznak fel védőpigmenteket. Ilyenek a mycosporin jellegű vegyületek (MAA), amelyek főleg UV-B-ben, míg diszubsztituált változataik UV-A-ban nyelnek el (Oren és Seckbach 2001). A zöld- és a sárgásmoszatokban szintén megtalálhatók, ahol a scytonemin nem fordul elő. Védőszerepük ezért ezekben az algákban különösen fontos lehet (Garcia *et al.* 1993). Egyes vélemények szerint (Pócs 2006) a hóalgákban a karotinoid típusú pigmentek is szerepet játszhatnak a magasabb hullámhosszakkal szembeni védelemben. A kérgekben előforduló mohák is rendelkeznek bizonyos szintű UV toleranciával (Proctor 1981). Közismert a mérsékletövi kérgekben gyakori *Syntrichia* (*Tortula*) *ruralis* moha erős toleranciája és alkalmazkodó képessége (Takács *et al.* 1999), amelyet a fotoszintetizáló apparátus flexibilis viselkedésével magyaráznak.

Mint már említettem, a Mars légköre nem nyújt védelmet az UV sugárzással szemben (Patela *et al.* 2002). Felvetődik a kérdés, hogy a feltételezett MSO-k hogyan élhetik túl ezt a jelenséget. Horváth és munkatársai (2006) szerint a kérdést két részre kell osztani abból a szempontból, hogy mi történik funkcionális és kiszáradt, inaktív állapotban. Működőképes állapotban ui. az MSO-k feltételezhetően jég, ill. hó alatt találhatók, ami egyrészt az UV sugárzást is szűri (Cockell *et al.* 2005; Córdoba-Jabonero *et al.* 2005), másrészt biz-

tosítja a megfelelő mikroklímát. Ugyanakkor a jég olvadásával az organizmusok néhány mm-es porréteg alá is vándorolhatnak. Rothschild (1995) földi körülmények között is megfigyelt hasonló jelenséget, amikor is a Kaliforniai-öbölben a felszíni porréteg alatt talált fotoszintetizáló kékbaktérium telepeket. Ezzel összhangban Marschall és munkatársai (2012) kimutatták, hogy egy néhány mm vastag Mars-szimuláns talaj, a hatékony UV védelem mellett, még valószínűleg elegendő fényintenzitást biztosít a cianobaktériumok fotoszintéziséhez. Végül az is lehetséges, hogy az MSO-k az evolúciójuk során a fent említett földi példánál valamilyen hatékonyabb védelmet fejlesztettek ki az UV sugárzással szemben.

### 1.2.5. Az oxidatív stresszekkel szembeni tolerancia

A kérdéskör tanulmányozása több szempontból is fontos. Egyrészt az extrém mértékű környezeti tényezők hatásai nyomán közvetve vagy közvetlenül intracellulárisan reaktív oxigéngyökök (ROS) keletkeznek, és a közvetlen károsító hatásokat gyakran ezek váltják ki. Szinte minden ténylegesen ható abiotikus környezeti tényező (fény, UV sugárzás, alacsony és magas hőmérséklet, vízhiány/kiszáradás, só stb.) korlátozó hatásai visszavezethetők a ROS képződésére (Latifi *et al.* 2009). Másrészt ez nem hanyagolható el a Mars felszínén sem. Itt ui. a talaj vörös színét a benne található vasvegyületek, főleg a hematit okozza. Már a Viking űrszonda megállapította, hogy a marstalaj erősen oxidáló hatású. Ezt arra vezetik vissza, hogy az erős UV sugárzás a vas-oxidokkal kölcsönhatásban peroxidokat és szuperoxidokat produkál (Horváth *et al.* 2006). A sötét dűnék területén a felszín nem vörös, hanem sötétkék/lila. Ez arról árulkodik, hogy a vas-oxid tartalom alacsonyabb, így a peroxidok is kisebb mennyiségben képződnek. Ezért a feltételezhető MSO-k nincsenek olyan mértékű oxidatív stressznek kitéve (pl. nyári kiszáradáskor), mint a bolygó egyéb területein, tehát túlélési esélyeik is nagyobbak.

ROS több úton is keletkezhetnek a baktériumsejtben. Az egyik legfontosabb forrás a fotoszintézis, ahol fotoinhibíciós körülmények alatt a PS II-ben a triplet klorofill közreműködésével szinglet oxigén ( $^1\text{O}_2$ ) (Fufezan *et al.* 2007) vagy a PS I akceptor oldalán a ferredoxin közreműködésével szuperoxid ( $\text{O}_2^-$ ) keletkezik (Mehler 1951). Természetesen a két említett fajtán kívül hidrogén-peroxid és toxikus hidroxil gyökök is keletkeznek. Mint azt Vass (1992) megállapította, a fénygátlás elsődleges oka a  $\text{D}_1$  protein  $^1\text{O}_2$  általi károsodása, mások ugyanakkor a ROS *de novo* ( $\text{D}_1$ ) protein szintézist transzkripció vagy transláció szinten történő gátlását emelik ki (Nishiyama *et al.* 2001; 2004; Kojima *et al.* 2007). A fentiek mellett a ROS károsíthatják a membrán külső felszínén elhelyezkedő fikobiliszómákat is, ami csökkentheti a reakciócentrumok felé irányuló energiaátvitel határfokát (Liu *et al.* 2005). A fotoszintetikus folyamatokon kívül a respirációs folyamatok során is keletkezhetnek reaktív oxigénfajták (Imlay 2003; Giorgio *et al.* 2007). A részletes keletkezési, hatás- és védekező mechanizmusok ismertetése nem feladata a dolgozat e fejezetének, ezért csak a cianobaktériumokra jellemző, a dolgozat szempontjából legfontosabb tényekre szorítkozom.

A cianobaktériumok mint a CBC-k fotoautotrof szervezetei változatos védekező mechanizmusokat fejlesztettek ki az oxidatív stresszekkel szemben (Imlay 2003; Latifi *et al.* 2009). Ezek közül több mechanizmus enzimatis (pl. katalázok, peroxidázok, szuperoxid-dizmutázok), mások pedig nem-enzimatisak (glutathion, bizonyos vitaminok, karotinoidok stb.). Másrészt a gyors reparációs folyamatok (pl. PS II repair ciklus) is a károsodással szemben hatnak (Nishiyama *et al.* 2001; 2004; 2006; Ohnishi *et al.* 2005). Egyes vélemények szerint bizonyos cianobaktériumokban három *Psba* gén kódol két különböző  $\text{D}_1$  izoformát ([ $\text{D}_1$ :1;  $\text{D}_1$ :2] Golden *et al.* 1986). A normál  $\text{D}_1$  magas fényintenzitáson gyorsan helyettesíthető az izoformájával, amely a fénygátlással szemben ellenállóbb (Campbell *et al.* 1995). Ezek az ellenállóbb formák más stresszfaktorokkal (pl. UV-B) szemben is hatékonyabb védelmet nyújthatnak (Bouchard *et al.* 2006).

Persze az egyik leghatékonyabb „védelmi” mechanizmus magának a ROS keletkezésének az elkerülése. Erre gyors és jó lehetőséget biztosít a non-radiatív energia disszipáció. A nem-fotokémiai kioltás (ill. ennek gyors komponense, a  $qE$ ) a lumensavanyodás másodlagos hatásaként értelmezhető, amely az excitációs energiát a fénygyűjtő rendszerben hőformában csengeti le (Szabó *et al.* 2005). Természetesen a cianobaktériumok nem tartalmazzak LHC II-t, ennek ellenére feltételezhetők alternatív utak a túlzott mértékű gerjesztési energia „eldisszipálására” (El Bissati *et al.* 2000; He *et al.* 2001; Rakhimberdieva *et al.* 2004; Yao *et al.* 2007; Lafiti *et al.* 2009).

Mint azt megállapítottuk, számos, az élőhelyen ható abiotikus környezeti tényező korlátozó hatása képes megbontani az oxidánsok és az antioxidánsok közti egyensúlyt (Latifi *et al.* 2009). Ennek az ökológiai jelentősége a dolgozat témaválasztása szempontjából is rendkívül fontos, hiszen azok az extrém faktorok, amelyeket a szimulációs kezelések során alkalmazásra kerültek, minden bizonnyal ROS keletkezését is indukálják. Másrészt vizsgálataim során külső hidrogén-peroxid kezeléseket is alkalmaztam, ill. metil-viologén (paraquat, PQ) kezelésekkal oxidatív stressztsejten belül is próbáltam generálni.

### 1.2.6. A kriptobiotikus kérgék túlélőképessége

Pócs (2006) szerint az extrém környezeti tényezők között élő szervezetek számára a korlátozott időszak(ok) átvészelésére az egyik legmegfelelőbb stratégia az anabiotikus túlélés. Az arid és fagyos területeken élő CBC-k (ill. elemeik) csaknem mindegyike rendelkezik ezzel a képességgel. A nyálkaburokkal rendelkező fajok esetében a burok hosszú ideig képes megőrizni a vizet, kiszáradva pedig megszilárdul, így fizikailag is védi az alkotókat (Dor és Danin 2001).

Egyes típusok vagy fajok nagyon különböző hosszúságú időszakokat képesek anabiotikus állapotban átvészelni. HDT zúzmó (*Cladonia*) és moha (*Syntrichia ruralis*) laboratóriumi körülmények közt mintegy 6 hónapos túlélését bizonyították (Benkő *et al.* 2002). PDT edényes növények közül a *Xerophyta scabrida* 2, egy afrikai sásféle 11 éves túlélést mutatott. Laboratóriumi körülmények között egy *Microcoleus* cianobaktériumot (a CBC-k egyik legelterjedtebb tagja) 19 év után is sikerült újrandedvesíteni úgy, hogy az a továbbiakban is életképes maradt. Ennél azonban sokkal meglepőbb eredményeket is dokumentáltak. Nem ritka, hogy néhány tízezer (Vallentyne 1955), ill. millió éves üledékben fototrof vagy más, funkcióképes baktériumokat találtak. Friedmann és munkatársai (1994) az antarktiszi permafrosztban 2–15 millió éves baktériumokat fedezték fel, míg Gilichinsky (1995), ill. Viscnivetskaja és munkatársai (2001) Kolimában pleisztocén üledékből (permafrost) nagy mennyiségben izoláltak hét nemzetséghez tartozó életképes, kitenyészthető cianobaktériumokat. Pócs (2006) szerint éppen ezekből a felfedezésekből kiindulva alakult ki az a vélemény, miszerint a Marson rejtett refugiumokban maradhatott fenn valamilyen kékbaktériumokhoz hasonló életforma (Friedmann 1986; Horváth *et al.* 2001; 2002a; 2002b; 2006; Gánti *et al.* 2003). Feltételezhetően a Mars déli poláris régióinak DDS-eiben időszakosan alkalmas életfeltételek lehetnek cianobaktériumszerű élőlények számára, mivel ezek a szervezetek hosszabb időt képesek inaktív állapotban tölteni (vö. DDS-MSO elmélet). Ez azonban mindaddig csak elméletként kezelendő, míg arra kísérleti bizonyítékokat nem szolgáltatnak. Ezen a területen eddig olyan spektroszkópai mérések, melyek adatokat szolgáltatnának az elmélet alátámasztására, nem történtek.

## 2. Célkitűzés

A fentebb említetteknek megfelelően munkám célja az volt, hogy megvizsgáljam a változatos földi területekről származó extremofil CBC-k túlélőképességét és fotoszinté-

zisük toleranciáját a marsi körülmények közt jellemző extrém környezeti faktorokkal szemben, valamint további részletesebb ökofiziológiai vizsgálatokra alkalmas vonalakot derítsek fel. Ennek érdekében bizonyos kérgek Mars-szimulációs kezeléseken estek át, ahol a Marsra jellemző legfontosabb globálisan ható környezeti faktorokat adott kombinációban szimulálták.

Egyfaktoros szimulációs kísérletekkel történt annak igazolása, hogy ezek a szervezetek túlélnek azokat a kedvezőtlen ökológiai körülményeket (magas sótartalom, oxidatív stressz, egyéb roncsoló hatások), amelyek a feltételezhető marsi mikrokörnyezetben (DDS-ek) jellemzők és ezek hatása alatt is képesek hatékony fotoszintézisre.

Mivel kísérleti bizonyítékok a DDS-MSO hipotézis helytállóságára eddig sem közvetett, sem közvetlen módon nem álltak rendelkezésre, közvetett bizonyítékokkal szerettem volna alátámasztani a Gánti és munkatársai (2003) által megalkotott, fentebb már részletezett DDS-MSO elméletet.

### 3. Anyagok és módszerek

#### 3.1. A gyűjtőhelyek és rövid jellemzésük

A vizsgálatokba bevont, nagyobb mennyiségben gyűjtött CBC-k gyűjtési helyszíneinek rövid jellemzését külön megadom, rövid alfejezetekben. Bizonyos esetekben más területekről származó mintákat is megvizsgáltam (Románia, Bihar-hegység; Szlovákia, Slovensky Raj; Egyesült Arab Emírátsok, Jebel Ali).

##### 3.1.1. Ausztrália: Északi Terület, West McDonnell Ranges és Nyugat-Ausztrália

Az első helyszín közigazgatásilag az Északi Területhez tartozik, de annak déli területén található, Közép-Ausztráliában (3. ábra). Éghajlata sivatagi, félsivatagi, hegysorosokkal, szurdokvölgyekkel tarkított 1500 m körüli magasságú csúcsokkal rendelkező hegységekkel. A területen mint extrém élőhely többféle sziklatípus, főleg vörös színű kvarcit, gránit, mészkő, homokkő és különböző konglomerátumok fordulnak elő. A másik ausztrál gyűjtési helyszín NY-Ausztrália egyik frekvenciált területe, a terület második legnagyobb tava (*Lake Barlee*, 3. ábra). Bizonyos részei rendszeresen kiszáradnak. Sós tó, területe 1980 km<sup>2</sup>. A visszamaradó fenék sós felszínéről intakt kérgek gyűjthetők. A területeken Pócs 2004-ben gyűjtött cianobaktérium kérgeket.



3. ábra. A McDonnell Ranges elhelyezkedése, és a ny-ausztráliai Lake Barlee kiszáradt aljzata (Pócs T. felvétele)

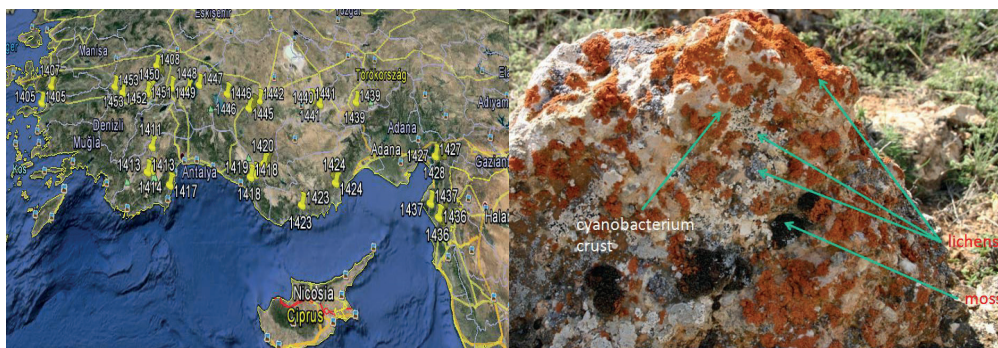


### 3.1.2. Dél-Tunézia, Chott El Jerid és környéke

A *Chott El Jerid* Mars-analóg területen a gyűjtőutat 2013-ban szeptemberében és októberében szervezték (4. ábra). A területről laboratóriumi vizsgálatokra alkalmas mennyiségben gyűjtöttek nagyszámú intakt kérget. A terület központja extrém száraz sós sivatag, földi körülmények közt erősnek mondható UV sugárzással. A gyűjtések különböző alapközetű sziklák, kiszáradt sós felszínek, homok és talaj felületéről történtek. Emellett néhány esetben gipszsziklából endolitikus szervezeteket is gyűjtöttek (4. ábra). Az egyfaktoros szimulációkhoz általam használt kérgek nagyrészt erről a területről származnak.



4. ábra. A tunéziai (Chott El Jerid régió) gyűjtőút (2013) által érintett területek és endolitikus szervezetek gyűjtése gipszsziklából (Forrás: Kereszturi et al. 2014, Kereszturi Á. felvétele)



5. ábra. A 2014-es törökországi (Thoros-hegység, Közép-Anatólia) útvonala (Kereszturi Á. és Taborská J. nyomán) és kriptobiotikus bevonatok egy mészkő sziklatömbön (Thoros-hegység, Dulai S. felvétele)

### 3.1.3. A Thoros-hegység és Közép-Anatólia

2014-ben a Thoros-hegység és Közép-Anatólia (Törökország) területén történtek gyűjtések (5. ábra). A mintegy 2800 km-es úton, 49 helyszínen történt gyűjtés, azonban nem minden esetben olyan mennyiségben, amely laboratóriumi vizsgálatokra is alkalmas. Az expedíció jelentőségét az adta, hogy a tunéziai helyszínekkel ellentétben nemcsak extrém-száraz, hanem a téli félévben hideg élőhelyekről is származnak minták. Az egyfaktoros szimulációs vizsgálatokhoz használt kérgek részben innen származnak.

### 3.2. A vizsgálatokba bevont kérgek

A Mars-szimulációs kamrában (DLR, Berlin) végzett kezelések 2013 előtt gyűjtött kérgeken történtek. A kezelésekre bevont minták adatait az 1. táblázat tartalmazza. A CBC-k közül egy viszonylag mérsékelt hőmérsékletjárású, közepes vízellátottságú területről (051128III, Bihar-hg., Medve-barlang bejárata) származott.

1. táblázat. A Német Légkörfizikai Kutatóintézet (DLR, Berlin) Mars-szimulációs kamrájában kezelt minták.

Azonosító-szám	Származás	Taxonok	Leírás
11-17 (05128/III)	Bihar-hegység, Romania	<i>Gloeocapsopsis pleurocapsoides</i> , <i>Gloeocapsa alpina</i> , <i>Gloeocapsopsis dvorakii</i>	Félárnyékos, mérsékelt, egyenletes hőmérsékletjárású felület, a Medve-barlang bejárata mellett. Tszf. 500m.
11-17 (07080/III)	Szlovákia, Slovenský Raj. Stratenskától 2 km-re ÉK-re (töbör pereme)	<i>Chroococcus lithophilus</i> (domináns), <i>Gloeocapsopsis pleurocapsoides</i>	Száraz, napos mészköszikla Tszf. 890 m.
21-27 (01069)	Ausztrália, Northern Territories, W. McDonnell Ranges	<i>Tolypothrix byssoidea</i> (domináns), <i>Gloeocapsopsis pleurocapsoides</i> , <i>Nostoc microscopicum</i> és <i>N. minutissimum</i> a felső rétegben, a -0.1–0.4 mm mély alsó rétegben <i>Schizothrix</i> aff. <i>kialingensis</i>	Nyílt, Chenopodiaceae dominált félsivatag. Időszakosan vízzel borított terület. Tszf. 630 m.
21-27 (09001/I)	Egyesült Arab Emírségek, 25 km-re DNY Dubaitól	<i>Chroococcales</i>	Bazalt homokban alacsony sejtsűrűség. <i>Chenopodiaceae</i> dominált nyílt fésivatag.
31-37 (04197/I)	Nyugat-Ausztrália, Lake Barlee	<i>Tolypothrix byssoidea</i> (domináns, felső rétegben), <i>Microcoleus paludosus</i> . Felszín alatti réteg 0–1 mm: <i>Crinalium epipsammum</i> , <i>Symplocastrum friesii</i> (domináns), <i>Microcoleus vaginatus</i> . Alsó réteg 1–3 mm: <i>Symplocastrum penicillatum</i> . <i>Lyngbyella</i> sp	Időszakosan kiszáradó sós tó. Tszf. 409 m.
31-37 (04195/I)	Nyugat-Ausztrália. Lake Barlee	Felső réteg: <i>Tolypothrix byssoidea</i> (domináns), <i>Microcoleus paludosus</i> . Felszín alatti réteg: 0–1 mm: <i>Crinalium epipsammum</i> , <i>Symplocastrum friesii</i> (domináns), <i>Microcoleus vaginatus</i> . Alsó réteg 1–3 mm: <i>Symplocastrum penicillatum</i> . <i>Lyngbyella</i> sp.	Időszakosan kiszáradó sós tó alzata Tszf. 410m

Azonosító-szám	Származás	Taxonok	Leírás
41-44 (04197/I)	Nyugat-Ausztrália.	Felső réteg: <i>Tolypothrix byssoidea</i> (domináns), <i>Microcoleus paludosus</i> . Felszín alatti réteg: 0–1mm: <i>Crinalium epipsammum</i> , <i>Symplocastrum friesii</i> , <i>Microcoleus vaginatus</i> . Alsó réteg 1–2 mm: <i>Lyngbiella</i> sp., <i>Symplocastrum penicillatum</i> .	Októbertől áprilisig száraz sós tó alzata. Tszf. 410 m.
41-44 (09001/B)	Egyesült Arab Emírségek, Jebel Ali, 25 km DNY Dubaitól	<i>Collema</i> sp.	Talajlakó zúzmó, parti „Sabhka” vegetációból. Tszf. 6 m.

Egy minta (07080III) Szlovákiából (Slovesky Raj), egy dolina D-i kitettségű pereméről került begyűjtésre. Két kéreg az Arab-sivatagból (09001I, 09001B), a többi Ausztrália különböző területeiről (01069, 04197I, 04195I, 04197I). Az egyfaktoros kezelésekhez használt minták Tunézia (a 13-as kódszámúak) sivatagos területeiről vagy Törökország (14-es kódszámúak) magashegyi, ill. középső száraz területeiről származnak (2. táblázat).

### 3.3. Szimulációs kezelések

A Mars-szimulációs kezeléseket a Német Légkörfizikai Kutatóintézet (DLR, Berlin) szimulációs kamrájában végezték, de Vera, J-P. irányítása mellett 24 órás újrantedvesítés után. A kezelések típusait a 3. táblázat tartalmazza. A kamra alkalmas az egyes környezeti faktorok (légkörösszetétel, relatív légnedvesség, légnyomás, hőmérséklet, besugárzás/látható, UV, infravörös/) és azok periodikus változásainak szimulálására egyenként vagy kombinálva. A 7. szimulációs program négy teljes marsi napi ciklust szimulált (3. táblázat) minden vizsgált kergén (1. táblázat). Ebben az esetben a chl. fluoreszcencia méréseket nem én végeztem.

Az egyfaktoros szimulációs kezeléseket az Eszterházy Károly Főiskola Növényélettani Tanszékének laboratóriumában végeztem. A vizsgálatok minden esetben 25 °C-on, normál légköri nyomáson és szén-dioxid koncentráció mellett történtek 24 órás desztillált vízzel történő újrantedvesítés után. A kergek sötétítését 0 és 5 M nátrium-klorid koncentráció között vizsgáltam, a koncentrációt 24 órás ciklusokban növelve, amit 48 órás relaxáció követett. A Mars felszínén jellemző oxidatív hatásokat részben 24 órás

2. táblázat. Az egyfaktoros vizsgálatokhoz használt minták.

Azonosító szám	Származás	Taxonok	Leírás
13157	Tunézia, 8 km DNY Gabes-től N 33°51.614', E 10°01.423', tszf. 51 m	n.a. zúzmó	Wadi alzata törpe cserjés ( <i>Helianthemum lippii</i> ) félsivatag
13159	Tunézia, El Ksour, 2,5 km NY Tatouine-től N 32°55.307', E 10°23.743, tfzf. 290 m	<i>Tortula atrovirens</i> <i>Didymodon</i> cf. <i>acutus</i> <i>Didymodon nicholsonii</i> <i>Endocarpon</i> sp	Nyitott, sziklás félsivatag, elszórt törpe cserjékkel

Azonosító szám	Származás	Taxonok	Leírás
13160D	Tunézia El Ksour, 17 km NY Tatounine-től N 32°55.003', E 10°16.365', tszf. 360 m	<i>Didymodon luridus</i> <i>Didymodon nicholsonii</i>	Mészhomokkő sziklák félsivatagi növényzettel
13145E	Tunézia, El Jerid, 12 km KDK Moularestől N 34°27.464', E 08°22.561', tszf. 410m	n.a. zúzmó	Törpe cserjés sivatag, nagyon kis foltokban zuzmók ( <i>Collema</i> ). A talaj köves.
13169	Tunézia, Medinine, tengerpart 33°27.357', E 10°35.943', tszf. 30 m	n.a. zúzmó	Homokos talaj egy <i>Eucalyptus</i> ültetvényen.
13160A	Tunézia, El Ksour 17 km Ny Tatouine-től N 35°32', E 09°30', tszf. 360 m	n.a. zúzmó	Mészhomokkő sziklák félsivatagi növényzettel
13150D	Tunézia, néhány km É Redeyeftől 34°24.790', E 08°06.545', tszf. 529 m	<i>Grimmia capillata</i> <i>Crossidium squamiferum</i>	ÉÉNy-ikitettség, lejtőn mészkő konglomerátum félsivatagi növényzet, viszonylag gazdag a mohákban.
13161A	Tunézia, El Ksour, Ghomrassen K-I vége 33°53.643', E 09°49.808', tszf. 247	n.a. zúzmó	Mészkő szikla
1426	Törökország, Thoros-hg., Üzüncaburc Olba között N 36°31.965', E 33°56.556', tfsz. 890 m	n.a. zúzmó	<i>Pinus brutia</i> erdő, mészkőszikla
1444	Törökország, Erenler Dağı, 8 km NYDNY Yesildere-től N 37°34.200', E 32°08.832', tszf. 1820 m	n.a. zúzmó	Lombhullató tölgyerdő, szilikát alapközetten

0,5 M-os hidrogén-peroxid ( $H_2O_2$ ) kezeléssel szimuláltam, majd ismét egy 24 órás ciklusban a koncentrációt 1 M-ra növeltem, amit szintén 48 órás relaxáció követett. A sejten belüli oxidatív stressz előidézésére metil-viologént (paraquat) is alkalmaztam 25 és 50  $\mu M$ -os koncentrációban, ami a baktériumsejtbe bejutva működő fotoszintézis mellett szuperoxid ( $O_2^-$ ) gyököt generál. Ezért a mintákat a mérések megkezdése előtt 4 órán keresztül 400  $\mu E\ m^{-2}\ s^{-1}$  intenzitású elő-megvilágításban részesítettem. A marstalajban viszonylag nagy mennyiségben fordulnak elő perklorátok. Ezt 0,6 és 1,2%-os perklorásv ( $HClO_4$ ) kezeléssel szimuláltam. A 0,6%-os perklorát koncentráció megfelelt a Phoenix úrszonda leszálló egység (Wet Chemistry Laboratory) méréseinek (Hecht *et al.* 2009; Kounaves *et al.* 2010).

3. táblázat. A Német Légkörfizikai Kutatóintézet (DLR, Berlin) Mars-szimulációs kamrájában lefuttatott szimulációs programok és az érintett minták. A jobb oldali oszlop az egyes kékbaktérium taxonok adott kezelésre mutatott túlélési arányát mutatja. Bonyos taxonok egy kéregben fordulnak elő, de itt külön-külön vették figyelembe.

Sorszám	Gázösszetétel	RH (%)	Nyomás (Pa) Hőmérséklet (°C)	Besugárzás	A kitettség ideje	Minták	Túlélés (%)
1	Föld-sze-rű (380 ppm $CO_2$ )	75–100	Földi légnyomásról (p = 101300 Pa) csökkentve marsira (p = 600 Pa)	LED (UVB/ VIS/ PAR)	1 nap	05128 II (11), 01069(21), 09001 II (21), 04197 I (31), 04195 II(31), 04195 I (41), 09001 B (41)	82 14/17

Sor-szám	Gázösszetétel	RH (%)	Nyomás (Pa) Hőmérséklet (°C)	Besugárzás	A kitettség ideje	Minták	Túlélés (%)
2	CO <sub>2</sub>	75–100	Földi légnyomásról (p = 101300 Pa) csökkentve marsira (p = 600 Pa)	LED (UVB/ VIS/ PAR)	1 nap	05128 II (12), 07080 III (12), 01069 I (22), 09001 I (22), 04197 I (32), 04195 III (32), 01195 I (42), 09001 B (42)	69 11/16
3	Föld-sze-rű (380 ppm CO <sub>2</sub> )	0	Földi légnyomásról (p = 101300 Pa) csökkentve marsira (p = 600 Pa)	LED (UVB/ VIS/ PAR)	1 nap	05128 II (13), 01069 (23), 04197 I (33), 07080 II (13), 09001 I (23), 04195 III (33)	28 5/18
4	CO <sub>2</sub>	0	Földi légnyomásról (p = 101300 Pa) csökkentve marsira (p = 600 Pa)	LED (UVB/ VIS/ PAR)	1 nap	05128 II (14), 01069 I (24), 04197 I (34), 07080 III (14), 09001 I (24), 04195 III (36)	75 12/16
5	CO <sub>2</sub>	75–100	Földi légnyomásról (p = 101300 Pa) csökkentve marsira (p = 600 Pa)	UV λ ≈ 200 nm	1 nap	05128 II (16), 01069 (26), 04197 I (36), 04195 I (43), 07080 III (15), 09001 I (25), 04195 III (35), 09001 B (43)	69 9/13
6	CO <sub>2</sub>	0	Földi légnyomásról (p = 101300 Pa) csökkentve marsira (p = 600 Pa)	UV λ ≈ 200 nm	1 nap	05128 II (16), 01069 (26), 04197 I (36), 07080 III (15), 09001 I (25), 04195 III (35),	77 10/13
7	CO <sub>2</sub>	0–100 (marsi napi ciklusokban)	Mars-i légnyomás (p = 600 Pa) -40 °C +20 °C (mars-i diurnális ritmusnak megfelelően)	LED (UVB/ VIS/ PAR)	4 nap	0518II (17), 01069I (27) 04179 (37), 01495 I (44), 07080 III (17), 09001 I (27), (37), 09001 B (44)	90 9/10

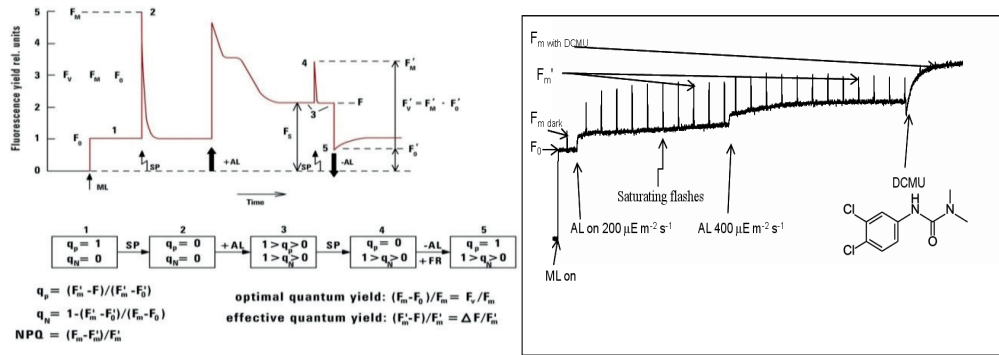
### 3.4. Klorofill fluoreszcencia indukciós mérések

A fluoreszcencia hatások változását amplitúdó és frekvencia-modulált klorofill-fluoriméterekkel (PAM 101-103, IMAGING PAM M-series, mini feltétellel, Walz, Effeltrich, Németország) követtem nyomon. A kioltási (quenching) analízisek előtt a mintákat 30 percig sötétadaptáltam. A quenching analízisek első lépéseként a kezdeti fluoreszcenciaszintet határoztam meg (6A. ábra). Ehhez egy adott frekvencián modulált, 650 nm-es gyenge intenzitású mérőfényt (ML) alkalmaztam. E modulált mérőfényt a fluoreszcencia gerjesztésére szolgált, s intenzitása nem elegendő a fotoszintézis gerjesztéséhez, így az elsődleges töltésszétválás kiváltásához (az összes  $Q_A$  oxidált). A modulált mérőfényt által gerjesztett fluoreszcencia a mérőfényvel azonos módon volt modulált, így egy erre a modulációra hangolt detektor egységgel azt detektálni tudtam. Második lépésként meghatároztam a maximális fluoreszcenciát ( $F_m$ ). Ehhez egy 0,8 s-os ún. telítési fényintenzitású *flash*-t (SP) használtam, amely pillanatszerűen redukálta a sötétadaptálás által oxidált állapotba hozott összes  $Q_A$ -t. A cianobakteriális quenching analíziseknél a  $F_m$  meghatá-



rozása a mérés végén diuron hozzáadásával történt (6B. ábra). A maximális fluoreszcencia  $F_0$  szintre való lecsengése után aktinikus fénnel (AL) gerjesztettem a fotoszintézist. Az AL intenzitása 10, 30, 200 és 400  $\text{mE m}^{-2} \text{s}^{-1}$  volt 10-10 perces gerjesztési szakaszokban, a növekvő fényintenzitás felé haladva. A 400  $\text{mE m}^{-2} \text{s}^{-1}$  AL megfelelt a Mars 70. szélessége körül feltételezett átlagos fényintenzitásnak, a 10 és a 30  $\text{mE m}^{-2} \text{s}^{-1}$  pedig a néhány mm-es por- (JSCII Mars szimulációs talaj), ill. jégréteg alatt valószínűsítettnek (Marschall *et al.* 2012) Eközben egyperces időközökben adott, az  $F_m$  meghatározásához használt telítési intenzitású flash-ekkel határoztam meg az  $F_m$  'értékeit. Az IMAGING-PAM-mal végzett mérések esetében (egyfaktoros szimulációk) az AL intenzitások 11, 32, 231 és 440  $\text{mE m}^{-2} \text{s}^{-1}$  között változtak az állítási lehetőségeknek megfelelően.

A quenching analízisek során van Kooten és Snel (1990) nomenklatúráját követve a következő paramétereket mértem, illetve számítottam:



6. ábra. A növényekre (A) és a cianobaktériumokra (B) jellemző tipikus fluoreszcencia quenching analízisek

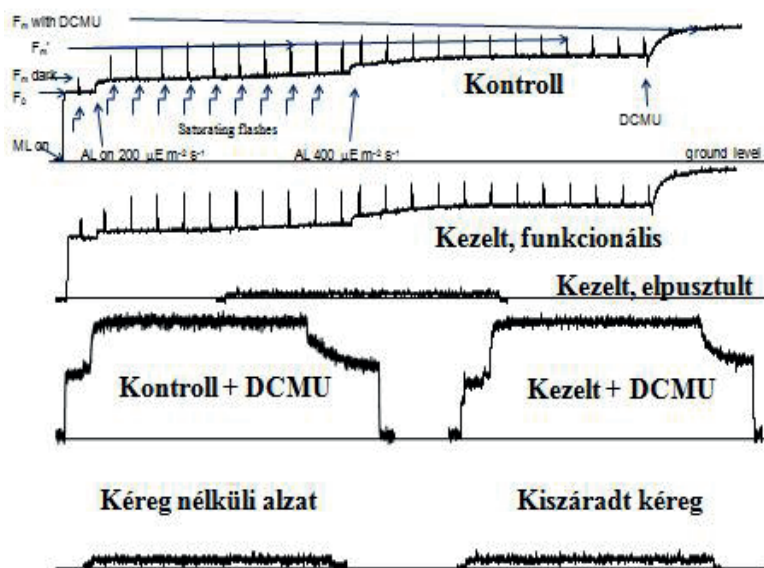
- $F_0$  – a sötét adaptálás után mért kezdeti fluoreszcencia;
- $F_m$  – a sötét adaptálás után (cianobaktériumok kérgék esetén a diuron kezelés mellett) mért maximális fluoreszcencia;
- $F_m'$  – a fotoszintézis gerjesztése közben mért maximális fluoreszcencia;
- $F_s$  – az adott fényintenzitás hatására kiváltott fluoreszcencia egyensúlyi szintje;
- $F_v$  – a sötét adaptálás után meghatározott változó fluoreszcencia ( $F_v = F_m - F_0$ );
- $F_v/F_m$  – optimális quantum hatásfok;
- $\Delta F/F_m'$ , effektív quantum hatásfok (Genty *et al.* 1989);

## 4. Eredmények és diszkusszió

### 4.1. A kérgék kombinált Mars-szimulációs kezelése és túlélésük

A 7. ábra mutatja azokat a jellemző quenching analíziseket, amelyeket a kontroll és a szimulációs kezeléseken átesett minták, azok alzata, a kiszáradt kérgék, valamint a kezelések hatására elpusztult cianobaktériumos CBC-k mutattak. Mivel az asztrobiológiai szempontoknak megfelelően bizonyítani szükséges, hogy valóban az adekvát jelet fogjuk, ezért szükségesnek látom annak bemutatását, hogy a kéreg nélküli alzat (alapkőzet), valamint a kiszáradt kéreg nem adja azt a speciális regisztrátumot, amely az újrandedvesített élő mintákra jellemző. Abban az esetben, amennyiben az újrandedvesített minta nem élte túl a kezeléseket, hasonlóan az előző esethez csak elektronikus zajt regisztrál-

tunk. Jól látható, hogy az újrandedvesített, kezeletlen minta egy tipikus, a cianobaktériumokra általában jellemző quenching analízis (Campbell *et al.* 1998) regisztrátumát adta. Abban az esetben, ha a kezelt minta a szimulációt nagyobb károsodás nélkül túlélte, ehhez hasonló jelet kaptam. Felvetődik a kérdés, hogy mi történhet akkor, ha a minta túléli a kezeléseket, de a fotoszintetizáló apparátusa erősen károsodik. Ebben az esetben a diuron kezelésekhöz hasonló jelet kellett volna kapnom, hiszen a diuron a  $D_1$  protein  $Q_B$  kötőhelyére kapcsolódva irreverzibilisen gátolja a PS II által hajtott elektrontranszport folyamatokat (Vernotte *et al.* 1979; Metz *et al.* 1986). Ehhez hasonló jeleket azonban csak az újrandedvesítés korai szakaszaiban voltak jellemzőek (30–60 percen belül), amikor a fotoszintetizáló apparátus még nem regenerálódott. A jó túlélést mutató minták esetében a fotoszintézis mind a kontroll-, mind a kezelt mintákon hasonló időfüggésben állt helyre, így a kezdeti alacsonyabb aktivitás nem lehetett a szimulációs kezelések következménye.



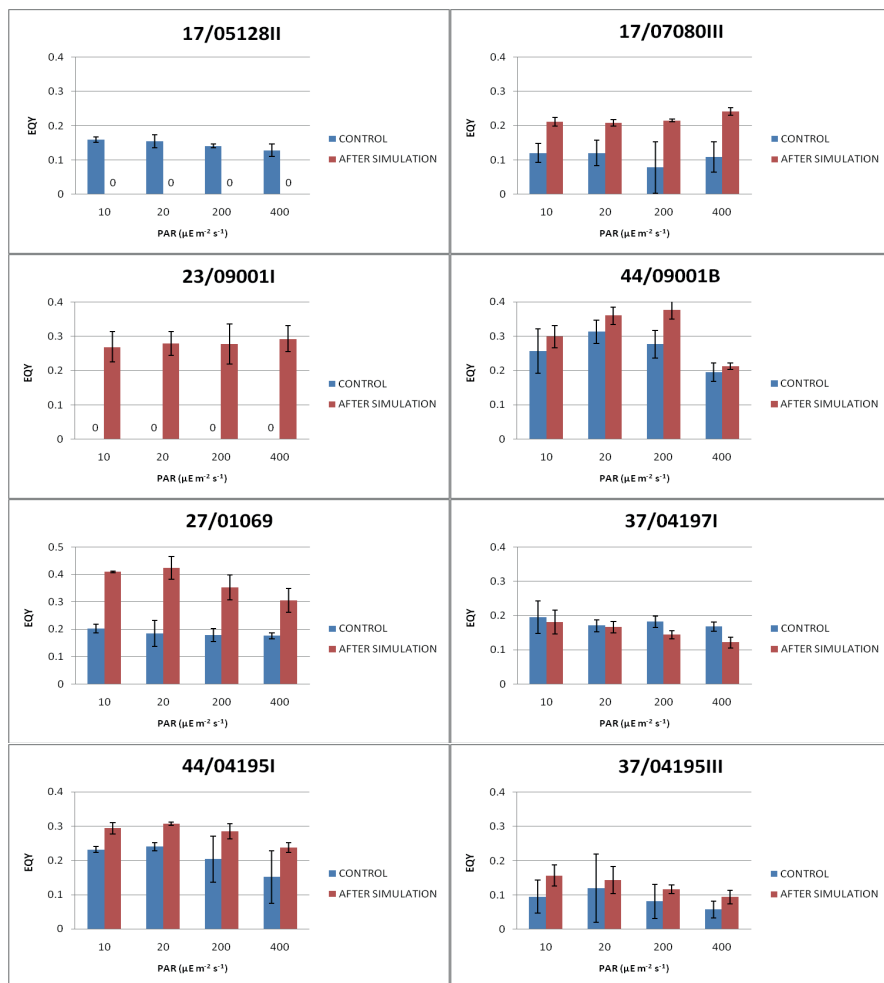
7. ábra A kontroll- és kezelt minták, valamint az alzat és a kiszáradt kéreg fluoreszcencia szignáljai

Amennyiben a kéregben megtalálható egyes cianobaktérium taxonok adott kezelési típus szerinti túlélését vizsgáljuk, akkor az a 3. sz. kezelést kivéve – ahol a túlélés csak 29 %-os – minden esetben eléri vagy meghaladja a 69%-ot. Érdekes módon, legnagyobb túlélési arány minden esetben a 7. sz. kezelés estében tapasztalható (3. táblázat), ahol a túlélő 9 taxon 7 intakt kéreghez tartozik. A különböző nemzetségekhez tartozó kékbaktériumok egy része az összes kezelést túlélte. Mindenesetre a túlélő kéreg alkalmasak lehetnek további a Marsra jellemző körülmények között történő részletes ökofiziológiai vizsgálatokra, amely vonalak felderítése munkánk egyik célja volt. Amennyiben azt vizsgáljuk, hogy melyek azok a taxonok, amelyek az összes kezelési típust túlélnek, a következő sorrendet állapíthatjuk meg: *Nostoc* 100%; *Crinalium* és *Microcoelius*, 82-82%; *Tolipothrix* 79%; *Symplocastrum* 59%; *Gloeocapsopsis* és *Gloeocapsa* 41-41% (cianobaktériumok); *Chroococcus* 25% (zöldalga).

A 8. ábra mutatja a szimulációs kezeléseken átesett és a kontrollminták effektív kvantumhatásfokait ( $\Delta F/F_m'$ ) különböző AL intenzitások mellett. Jól látható, hogy az AL

növelése  $200 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ -ig nem váltja ki a  $\Delta F/F_m$  ' csökkenését – ami még  $400 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ -ig is mérsékelt marad –, mint azt kloroplasztiszt tartalmazó növényekben várnánk. Ebből pedig az következik, hogy a vizsgált cianobaktériumok dominálta kérgék fotokémiai folyamatai kevésbé érzékenyek a gerjesztő fény intenzitásának az emelésére (Campbell *et al.* 1998). Ez akár kapcsolatban állhat az összetett és flexibilis elektrontranszport-rendszerrel, valamint az alacsony PS II/PS I aránnyal, amelyek közvetve csökkentik a PS II akceptor oldali túlredukáltságának mértékét (Hirano *et al.* 1980; Badger és Schreiber 1993; Geerts *et al.* 1994; Meunier *et al.* 1995; Campbell *et al.* 1996; 1998). Mindezek valószínűleg szerepet játszhatnak az extrém kondíciók kivédésében is. Ugyanakkor az is valószínű, hogy a túlélésben az alkalmazkodási mechanizmusoknak is szerepet tulajdoníthatunk. A kérgék a 05128II kivételével nagyobb részt magas fényintenzitásnak kitett, extrém száraz élőhelyekről származnak, és képesek tolerálni az eredeti élőhelyekre jellemző mostoha körülményeket (Pócs 2006). Ezek a kezeléseket túléltek, míg az árnyékos, folyamatosan nedves és viszonylag egyenletes hőmérsékletjárású területről származó 05128II nem. Egy másik szembeötlő jelenség, hogy a 07080III, valamint a 01069-es számú minta esetében a kezelt kérgék kvantumhatásfoka adott AL intenzitáson csaknem kétszerese a kezeletlen kontrollénak ( $P \leq 0,01$ ). Ez a különbség – figyelembe véve az egyéb kérgék effektív kvantumhatásfokának alakulását – nem tűnik indokoltnak, habár az ökofiziológiai és stresszélettani irodalom ezzel kapcsolatban ismeri az edződés jelenségét (Beckett *et al.* 2005).

Irodalmi adatok szerint a legkritikusabb tényezőnek a szimulációs kísérletek során alkalmazott alacsony hőmérséklet tartják (de Vera *et al.* 2014), habár ennek ellentmond, hogy a minták túlnyomó többsége túlélte a kezeléseket (3. táblázat, 7. teszt; 9. ábra), ill. a kérgék cianobaktérium diverzitása általában még arktikus körülmények között is magas (Patova és Sibkov 2001; Pócs 2006). Gyakran ugyanazok a fajok fordulnak elő extrém fagyos és extrém meleg élőhelyeken: az egyes *Gloeocapsopsis*, *Microcoleus*, vagy *Nostoc* fajok mind az Antarktisz, mind a Szahara talaján megtalálhatók (Hotváth *et al.* 2006; Pócs *et al.* 2006). Habár a tesztekben technikai okok miatt csak  $-40^\circ\text{C}$ -ig lehetett csökkenteni a hőmérsékletet, marsi körülmények között ennél jóval alacsonyabb értékek is előfordulnak, sőt a  $\text{CO}_2$  fagyáspontja a nyomás függvényében  $-122^\circ\text{C}$  (Kahn 1985; Kieffer *et al.* 2000) is lehet. Az első szempont, ami miatt az alacsony hőmérsékletet kritikusnak tartják, az a metabolikus folyamatok extrém lelassulása (de Vera *et al.* 2014), ami több környezeti – itt most nem részletezett – tényezővel szemben érzékennyé teheti a növényeket (Anderson és Barber 1996) és a cianobaktériumokat is. A másik a jégképződés következtében bekövetkező mechanikai károsodás (Steponkus 1984; Gusta *et al.* 2004, de Vera *et al.* 2014). Egyes vélemények szerint ugyanakkor bizonyos cianobaktériumok fagytoleranciája kifejezett, amit a kiszáradástolerancia még tovább fokoz, hiszen a fagystressz kivédéséhez elengedhetetlenül fontos a víz kimozgatása az extracelluláris térbe (Lin *et al.* 2004). Emellett a kiszáradástoleráns *Nostoc commune*-ben még  $-36^\circ\text{C}$ -on is kimutattak intracellulárisan folyékony vizet (Lin *et al.* 2004).



8. ábra. A Mars-szimulációs kamrában (DLR, Berlin) szimulációs kezelésen átesett (7. teszt, 4 teljes marsi napi ciklus) minták effektív kvantumhatásfokai a kezelések előtt és után. A 09001 sz. minta kontrollja az alacsony sejtsűrűség miatt nem volt korrekten mérhető.

A 8. ábra világosan mutatja, hogy a 7. tesztprogram (3. táblázat) extrém alacsony hőmérsékleti kezelését hét kéregtípus is túlélte, sőt a kezelések után hatékony fotoszintézisre is képes volt. Mindez azt jelenti, hogy komponenseik képesek elviselni azt a hőmérsékleti ingadozást, amely a marsi dűnefoltokra jellemző. Ezt feltételezhetően részben már kiszáradt állapotban tették, hiszen a szimulációs kamra alacsony nyomása miatt a kérgék gyorsan vizet veszíthettek. Marsi körülmények közt ugyanakkor akár  $-75\text{ }^{\circ}\text{C}$ -ig előfordulhatnak vékony interfaciális folyékony vízrétegek (Mohlmann 2004; Kereszturi és Appéré 2014). A DDS-ek területén pedig a vízjég alatt folyékony vízlencsék is feltételezhetők, melyek hőmérséklete szezonálisan a  $0\text{ }^{\circ}\text{C}$ -ot is meghaladhatja (Horváth *et al.* 2006).

A szimulációs kamrában végzett kísérletekkel kapcsolatban az alábbi fontosabb megállapítások tehetők. Mivel a kérgék minden tesztípust viszonylag nagyobb arányban túléltek, valószínűleg nem feltételezhetünk egy abszolút mértékben limitáló faktort. A túlélési ráta mind a tesztekre, mind a taxonokra vonatkoztatva, a 3. sz. tesztet kivéve, viszonylag magas. A Mars-analóg légkör ( $95,72\%$   $\text{CO}_2$ ,  $2,7\%$   $\text{N}_2$ ,  $1,6\%$   $\text{Ar}$ ,  $0,13\%$   $\text{O}_2$ )

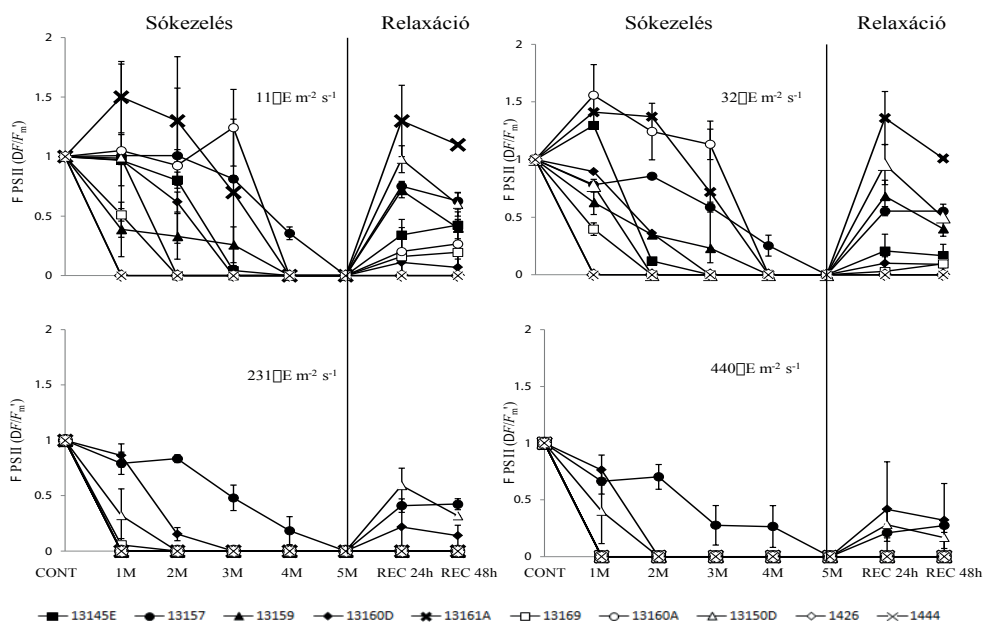
nem tűnik erős korlátozó tényezőnek, hiszen a földi légkörre jellemző gázösszetétel (380 ppm  $\text{CO}_2$ , 21%  $\text{O}_2$ , 79%  $\text{N}_2$ ) nem javította a minták túlélési arányait. A 3. sz. teszt feltűnően rossz túlélési arányait nem tudjuk magyarázni, bár limitáló  $\text{CO}_2$  koncentráció (380 ppm) és alacsony légnedvesség csak erre a kezelésre volt jellemző.

## 4.2. Az egyfaktoros kezelések és a kérégek túlélése

A Mars-szimulációs kamrában végzett kísérletek mellett olyan, laboratóriumi körülmények között végzett egyfaktoros kezeléseket is végeztem, amelyek a globálisan ható marsi környezeti tényezők mellett a Mars talajára, ill. azokra a feltételezett élőhelyekre jellemzőek, amelyek területén a hipotetikus MSO-k élhetnek. Ezek keretében vizsgáltam a magas sótartalom, a marstalajra jellemző oxidatív környezet, ill. a perklorátok hatását. Ezek a kísérletek a 2013-ban Tunéziában és a 2014-ben Törökországban gyűjtött mintákon történtek, mivel a szimulációs kamrában tanulmányozott kérégekből már nem állt rendelkezésre megfelelő mennyiség.

### 4.2.1. A vizsgált kérégek sótoleranciája

Habár a CBC-k jelentős része olyan élőhelyekről származik, ahol a magas szalinitás általában erősen korlátoz, szükségesé vált a magas sókoncentrációval szemben mutatott tolerancia vizsgálata. Edényes növényekben már a 200-300 mM-os koncentráció is kifejezetten gátolja mind a fotoszintézist, mind az egyéb életfolyamatokat (*Dulai et al.* 2010; *Darkó et al.* 2014), az általunk alkalmazott kezelések viszont 24 órás ciklusokban egészen 5 M-os koncentrációig történtek, mely gyakorlatilag tömény sóoldatnak felel meg. Mindezt az is indokolta, hogy amennyiben a feltételezett marsi élőhelyeken folyékony víz elő is fordul, akkor az magas koncentrációjú fémsóoldat lehet (*Tosca et al.* 2008;



9. ábra. A vizsgált kérégek effektív kvantumhatásfokának változásai a folyamatosan erősödő sókezelés és az azt követő relaxáció alatt. Az ábrán megjelenített adatpontok 5-5 független mérés matematikai középértékei



Altheide *et al.* 2009; Mohlmann és Thomsen 2011), ezért a sótűrés az egyik legfontosabb tényező a hipotetikus MSO-k túlélése szempontjából.

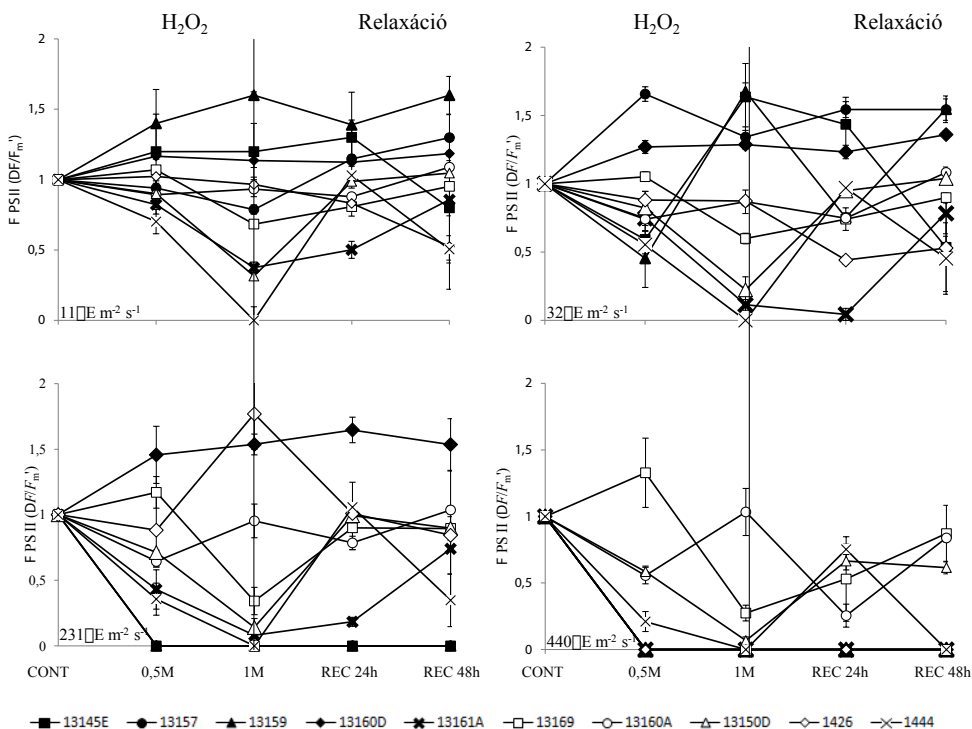
Mint azt a 9. ábra mutatja, a kezeléseket 8 minta is túléli, és alacsony gerjesztő fényintenzitások ( $11, 31 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) mellett még 3 M-os koncentráció esetében is kielégítő fotoszintetikus aktivitást mutat. Általános tendencia, hogy az AL további növelésével a  $\Delta F/F_m$  a vonalakban gyakorlatilag nullára csökken. Osmond *et al.* (1986) véleménye szerint az egymással kombinálódva ható korlátozó tényezők gyakran eltérő válaszokat válthatnak ki, mint az egyedüli faktor, serkentve, elfedve vagy ellensúlyozva egymás hatását. Ennek megfelelően az erős sókezelések alatt már a viszonylag alacsony gerjesztési energia is túlzott mértékűvé válhat, ami gátolhatja a PS II által hajtott elektrontranszportot. A 13157-es vonal azonban még 4 M-os NaCl tartalom és  $440 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$  AL intenzitás esetén is megtartja az eredeti aktivitás legalább 25%-át, ami nagyon erős toleranciát jelent, feltételezhetően ebből a szempontból a marsi körülmények elviselésére is alkalmassá teszi a mintát.

Az is ismert, hogy a magas sókoncentráció részben ozmotikus, részben ionikus hatással bír (Allakhverdiev *et al.* 2000a; 2000b; 2002). Mivel a kérgek kiszáradástoleránsak, az ozmotikus hatásnak kisebb jelentőséget tulajdoníthatunk, tehát az aktivitás csökkenéséért valószínűleg az ionikus stressz lehet felelős. Mivel az ionok kizárása vagy semlegesítése esszenciális a védekezés szempontjából (Oren 1993), feltételezhető, hogy a 13157-es, egy sivatagi wadi alzatáról származó zúzmókéreg kifejezetten hatékony védekező mechanizmusokkal rendelkezik.

#### 4.2.2. A vizsgált kérgek oxidatív stresszekkel szembeni toleranciája

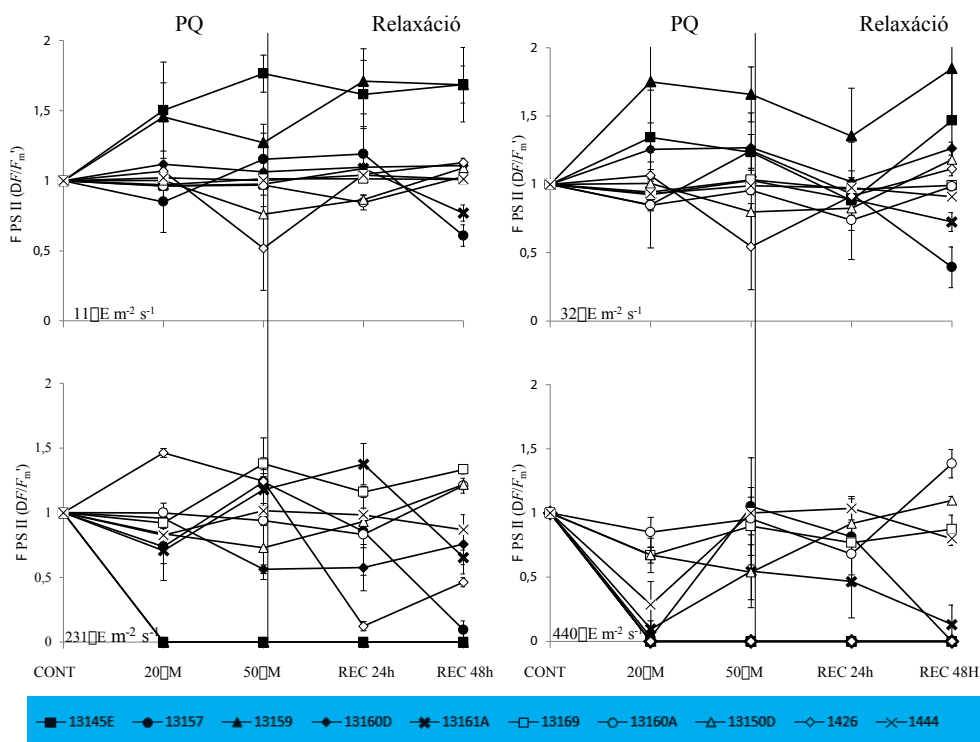
A kérdéskör tanulmányozása két szempontból is fontos. Egyrészt elvileg minden fontosabb abiotikus korlátozó tényező hatása visszavezethető reaktív oxigéngyökök (ROS) képződésére (Latifi *et al.* 2009), melyek már ismert módon károsíthatják a sejt szerkezeti elemeit. Ugyanakkor, mint azt már a Viking űrszonda leszálló egységének méréseiből is kiderült, a marstalaj is nagyobb mennyiségben tartalmaz oxidáló ágenseket (Klein 1999; Horváth *et al.* 2006). A marstalaj felszínén fellépő oxidatív hatásokat hidrogén-peroxiddal szimuláltam 0,5 és 1 M-os kezelésekkel. A 10. ábra szerint a kezelést minden vonal túlélte. Habár az 1 M-os koncentráció a 1444-es vonal effektív kvantumhatásfokát nullára csökkentette, a desztillált vizes atmoszféra után ez is visszanyerte fotoszintetizáló képességét. Hasonlóan a sóstresszhez, a magasabb fényintenzitás itt is csökkentette a minták kvantumhatásfokát. Az exogén  $\text{H}_2\text{O}_2$  adagolás mérsékelt fényintenzitáson tehát csak gyengébb gátlást okozott. Ez részben azzal magyarázható, hogy a mérések a kezeléseket 24. órájában történtek, a hidrogén-peroxidról pedig köztudott, hogy viszonylag bomlékony. Másrészt az oxidatív stresszekkel szemben bizonyos prokarióták meglehetősen erős toleranciával rendelkeznek (Derecho *et al.* 2014). Ez a tolerancia valószínűleg összefüggésbe hozható a különböző védekező mechanizmusokkal (Imlay 2003; Latifi *et al.* 2009), ez esetben pl. a magas katalázaktivitással (Derecho *et al.* 2014). Természetesen azt sem zárható ki, hogy a sejtek valamilyen mechanizmussal kizárták a vegyületet.

A fentiek figyelembevételével a kérgeket metil-viologén (paraquat, PQ) kezeléseknél is alávettem (11. ábra), amely a sejten belül, PS I akceptor oldalán szuperoxid gyököt és más reaktív oxigénfajtákat generál abban az esetben, ha a fotoszintetikus elektronszport működik (Summers 1980; Halliwall 1984; Lehoczki *et al.* 1992).



10. ábra. A vizsgált kergek effektív kvantumhatásfokának változásai a folyamatosan erősödő hidrogén-peroxid-kezelés és az azt követő relaxáció alatt. Az ábrán megjelenített adatpontok 5-5 független mérés matematikai középértékei

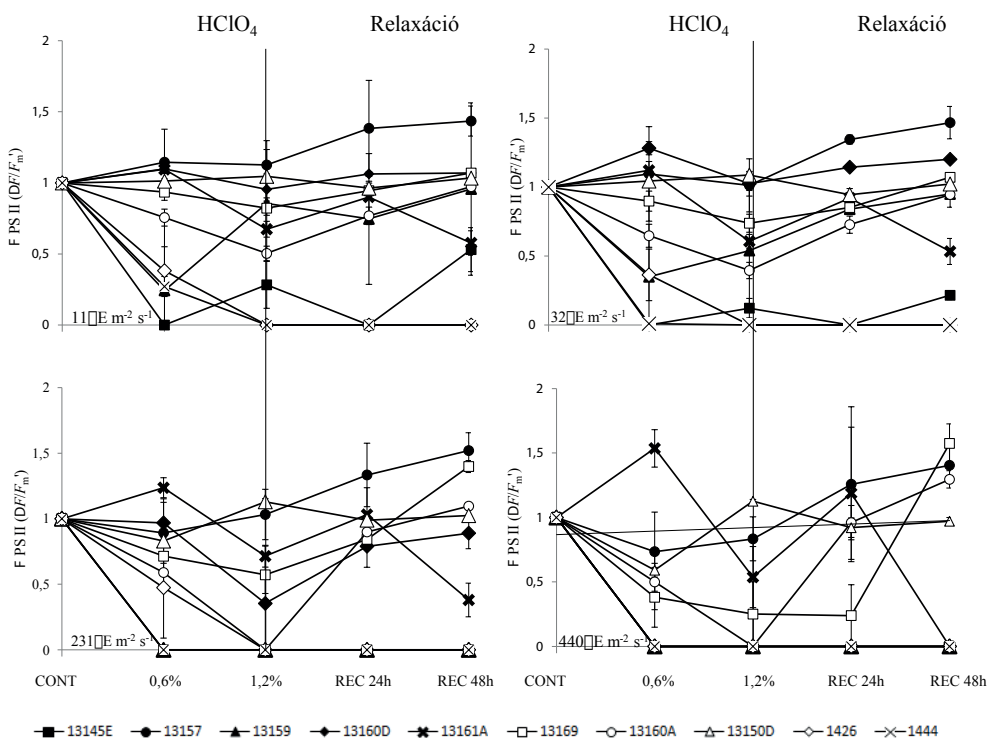
Hasonlóan a  $\text{H}_2\text{O}_2$ -kezelésekhez, a vizsgált kergek mind a 25, mind az 50  $\mu\text{M}$ -os PQ kezelést túlélték, ill. a fotoszintézist gátló hatásuk is csak magas fényintenzitáson, a min-ták egy kisebb részén mutatkozott. Mivel irodalmi adatok szerint már az 5-10  $\mu\text{M}$ -os kezelés is erősen korlátozta a *Synechocystis* PCC 6803 oxigén kiválasztását (Nishiyama *et al.* 2001), a vizsgált CBC-k PQ-ra és az általa kiváltott oxidatív hatásokra erősen toleránsnak tekinthetők. Mindez mind az exogén  $\text{H}_2\text{O}_2$ , mind a PQ kezelés esetében kapcsolatba hozható a gyors detoxifikációval, azaz az antioxidáns enzimszisztémák (szuperoxid-dizmutáz, aszkorbát-peroxidáz, glutathion-reduktáz) hatékony működésével (Gressel 1986;), esetleg a PQ hatóhelyéről történő távoltartásával (Vartak és Bhargava 1999). A Mars felszínén az UV sugárzás hatására kialakuló szuperoxidok és peroxidok (Horváth *et al.* 2006) feltételezett hatását tehát egyes földi eredetű CBC-k is képesek meglepően ígéretes szinten tolerálni.



11. ábra. A vizsgált kergek effektív kvantumhatásfokának változásai a folyamatosan erősödő paraquat-kezelés és az azt követő relaxáció alatt. Az ábrán megjelenített adatpontok 5-5 független mérés matematikai középértékei

#### 4.2.3. A perklórsav hatása a kergek fotoszintézisére és túlélésére

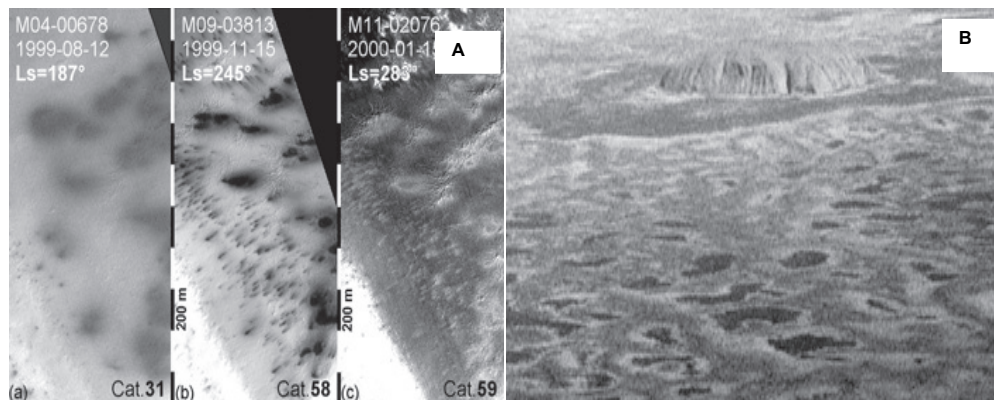
A valószínűleg légköri eredetű (Catling *et al.* 2010) perklorát ( $\text{ClO}_4^-$ ) globálisan elterjedt a Mars bolygón a regolit felső, néhány centiméteres rétegében (Davila *et al.* 2013) 0,5 és 1%-os koncentráció között. Az élő szervezetekre a perklorát – az ezt hasznosító baktériumokat kivéve – már általában nagyon alacsony (mg) mennyiségben is toxikus (Bardiya és Bae 2011). Ez indokolta az erősen maró hatású perklórsav kezeléseket, ami sokkal roncsolóbb hatású, mint a sói. A 0,6%-os perklorát koncentráció megfelelt a Phoenix űrszonda leszálló egysége (Wet Chemistry Laboratory) méréseinek (Hecht *et al.* 2009; Kounaves *et al.* 2010). A kezelések hatására csak a 1444-es minta károsodott irreverzibilisen. Alacsony AL intenzitáson ( $11, 31 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) a kergek zöme kielégítő fotokémiai aktivitást mutatott (12. ábra), ami nagyrészt magasabb AL intenzitásokon is megmaradt. Mindez világosan mutatja, hogy az általam vizsgált CBC-k egy kivétellel képesek túlélni a marstalaj felső rétegében mért, a földi szint többszörösét kitevő



12. ábra. A vizsgált kergek effektív kvantumhatásfokának változásai a folyamatosan erősödő perklórsav-kezelés és az azt követő relaxáció alatt. Az ábrán megjelenített adatpontok 5-5 független mérés matematikai középértékei

(Davila *et al.* 2013) perklorát koncentrációt és nagyrészt a kezeléseket alatt is hatékony fotoszintézist folytatnak, annak ellenére, hogy azok erősen maró hatású perklórsavval történtek.

A fejezet végén, habár nem az én munkámon alapul, de mint diszkussziós elemet érdemesnek tartom megemlíteni az alábbiakat. Horváth és munkatársai (2006) szerint a Mars poláris régióiban kialakuló sötét dűnefoltok tél végén, tavasz elején jelennek meg, amikor feltételezhetően a foltokban folyékony víz is előfordul, majd a nyár közepén eltűnnek (13A. ábra). Mindenképp figyelemre méltó, hogy a következő tavasszal a foltok 50–65%-os gyakorisággal az előző foltok helyén képződnek újra. Nyáron – feltehetően a víz elpárolgásával párhuzamosan – a foltok területe kifakul, tehát azokat valószínűleg valamilyen eltérő tulajdonságú anyag fedi (13A/c ábra, Horváth *et al.* 2006). Ehhez hasonló képződmények a Földön is megfigyelhetők a vízhiány által korlátozott területeken, a hozzáférhető mennyiségű víz függvényében. Az Ausztrál-sivatagban a még vízzel borított sötét területeken funkcionális, a kiszáradt fakó foltokban pedig nyugalmi állapotban lévő CBC-k találhatók (13B. ábra).



13. ábra. A Mars déli poláris régióiban kialakuló sötét dűnefoltok (DDS-ek, A) és a nyáron, helyükön észlelhető kifakult foltok (A/c), valamint az Ausztrál-sivatagban, megfigyelhető sötét foltok (B) és a vízvesztés következtében történő színváltozásuk (háttérben az Ayers Rock).

Forrás: NASA/JPL/Malin Space Science Systems, Collegium Budapest (Horváth et al. 2006 nyomán); Pócs T. légifelvétele

## 5. Összefoglalás

Dolgozatomban nagyrészt extremofil, intakt kriptobiotikus kérgék túlélését és fotoszintetikus aktivitását vizsgáltam szimulált, egymással kölcsönhatásban ható és egyszerű Mars-analóg környezeti tényezők hatása után és alatt chl. fluoreszcencia indukciós módszerrel.

A vizsgálatok alapján sikerült olyan kéregtípusok felderítése, amelyeken a továbbiakban a marsi körülmények alatti viselkedéssel kapcsolatos részletesebb vizsgálatok elvégzése indokolt.

A szimulációs kamrában végzett tesztek és a vizsgált minták túlélési aránya meghaladta a 60%-ot. Mivel az egyes tesztípusokat több taxon, ill. intakt kéreg is túlélte, megállapíthatjuk, hogy a szimulált Mars-analóg környezeti tényezők egyike sem limitált abszolút mértékben. A Marsra jellemző nyomás és légkörösszetétel nem volt károsítóbb, mint a Föld-szerű abban az esetben, ha más faktorok a marsfelszínhez hasonlóan alakultak.

A szimulációs körülmények között a kérgék túlélése sokkal inkább függött a kérgék eredeti élőhelyén uralkodó viszonyoktól és a kéreg típusától, mint azoktól az extrém faktoroktól, amelyeknek a szimuláció során kitették. Általában a száraz, sós sivatagokból származó minták mutatták a legjobb túlélési arányt (Egyesült Arab Emírségek: Jebel Ali; Ausztrália: McDonnell Ranges, Lake Barlee), azaz az élőhelyek extremitásának fokozódásával a túlélés is valószínűbb volt.

Mint ahogy az intakt kérgék általában magas túlélést mutattak, a jövőben valószínűleg érdemes lenne részletesebb, az okokat feltáró vizsgálatokat tervezni a mikro-életközösségek szintjén (természetesen az egyedi taxonok tanulmányozása mellett), ill. feltárni azokat a védekező, szabályozó és alkalmazkodási mechanizmusokat, amelyek közösségi szinten a kéreg „védelmében” valószínűsíthetők.

A laboratóriumi körülmények között végzett, „egyfaktoros” szimulációs kísérletekkel – reményeim szerint- sikerült igazolni, hogy külön-külön több kéregtípus is elviseli a marsi talajfelszínen, ill. a sötét dűnefoltok területén uralkodó extrém tényezőket, valamint ezek hatása alatt is aktív fotoautotrof anyag- és energiaátalakítást folytat. Ezzel kapcsolatban legígéretesebb a 13157. sz., Tunéziából származó minta. Ezeket a faktoro-



kat a későbbiekben egymással kölcsönhatásban alkalmazva is érdemes lesz vizsgálatokat végezni.

Eredményeim bizonyos mértékig, közvetve alátámasztják a Gánti és munkatársai által kidolgozott DDS-MSO hipotézis helytállóságát.

## 6. Köszönetnyilvánítás

Szeretnék köszönetet mondani Dulai Sándor témavezetőmnek munkám hatékony irányításáért, Pócs Tamásnak és Dulai Sándornak a minták rendelkezésemre bocsátásáért. A laboratóriumi vizsgálatokban nyújtott segítségért Tarnai Rékát, Sass-Gyarmati Andreát és Prónay Juditot, valamint az Eszterházy Károly Főiskola Növényélettani Tanszékét illeti köszönet.

## 7. Irodalomjegyzék

1. **Adams, W. W. and Demmig-Adams, B.** (1993). Energy dissipation and photoprotection in leaves of higher plants. In 'Photosynthetic responses to the environment' (Eds. Yamamoto, H. Y. and Smith, C. M.) Rockville, Md. pp. 27–36.
2. **Allakhverdiev, S. I., Nishiyama, Y., Miyairi, S., Yamamoto, H., Inagaki, N., Kanesaki, Y., Murata, N.** (2002). Salt stress inhibit the repair of photodamaged photosystem II by suppressing the transcription and translation of *psbA* genes in *Synechocystis*. *Plant Physiol.***130**, 1443–1453.
3. **Allakhverdiev, S.I., Sakamoto, A., Nishiyama, Y., Inaba, M., Murata, N.** (2000a). Ionic and osmotic effects of NaCl induced inactivation of photosystems I and II in *Synechococcus* sp. *Plant Physiol.***123**, 1047–1056.
4. **Allakhverdiev, S.I., Sakamoto, A., Nishiyama, Y., Murata, N.** (2000b). Inactivation of photosystems I and II in response to osmotic stress in *Synechococcus*. Contribution of water channels. *Plant Physiol.***122**, 1201–1208.
5. **Altheide, T., Chevrier, V., Nicholson, C. and Denson, J.** (2009). Experimental investigation of the stability and evaporation of sulfate and chloride brines on Mars. *Earth Planet. Sci. Lett.* **282**, 69–78.
6. **Andersson, B., Aro, E-M.** (1999). Photodamage and D1 protein turnover in photosystem II. In 'Regulation of Photosynthesis' (Eds. Aro, E-M. and Andersson, B.) Kluwer, Dordrecht, The Netherlands pp. 377–393.
7. **Andersson, B., Barber, J.** (1996). Mechanisms of photodamage and protein degradation during photoinhibition of photosystem II. In 'Photosynthesis and the environment' (Ed. Baker, N. R.) Kluwer, Dordrecht, The Netherlands pp. 101–121.
8. **Aro, E-M., Virgin, I., Andersson, B.** (1993). Photoinhibition of photosystem II. Inactivation, protein damage and turnover. **1143**, 111–134.
9. **Austin, D. F.** (1998). Florida's cryptobiotic crusts. *Published on WWW at* <http://www.fau.edu6divdept/science/envsci/cryptobio.htm> 1–2.

10. **Badger, M. R., and Schreiber, U.** (1993). Effects of inorganic carbon accumulation on photosynthetic oxygen reduction and cyclic electron flow in the cyanobacterium *Synechococcus* PCC 7942. *37*, 177–191.
11. **Ball, M.C., Butterworth, J. A., Roden, J. S., Christian, R., Egerton, J. J. G., Wydrzynski, T. J., Chow, W. S. and Badger, M. R.** (1995). Applications of Chlorophyll Fluorescence to Forest Ecology. *Aust. J. Plant Physiol.* **22(2)**, 311–319.
12. **Barber, J., Andersson, B.** (1992). Too much of good thing: the light can be bad for photosynthesis. *17*, 61–66.
13. **Bardiya, N., Bae, J-B.** (2011). Dissimilatory perchlorate reduction: A review. *Microbiol. Res.* Vol. **166**, pp. 237–254.
14. **Bebout, B. M., Garcia-Pichel, F.** (1995). UV B-induced vertical migration of cyanobacteria in a microbial mat. *App. Environ. Microbiol.* Vol. **61(12)**, 4215–4222.
15. **Beckett, P. R., Mayaba, N., Minibayeva, F. V. and Alyabyev, A J.** (2005). Hardening by Partial Dehydration and ABA Increase Desiccation Tolerance in the Cyanobacterial Lichen *Peltigera polydactylon*. *Annals of Botany* Vol. **96**, pp. 109–115.
16. **Belnap, J., Büdel, B. and Lange, O. I.** (2001). Biological soil crusts: characteristics and distribution. In 'Biological Soil Crust: Structure, Function and Management' (Eds. Belnap, J., Lange, O. J.). Springer, Berlin pp. 3–30.
17. **Benkő, Zs., Juhász, A., Pócs, T. and Tuba, Z.** (2002). Desiccation survival times in different desiccation-tolerant plants. *Acta Biol. Szegediensis* **46**, 231–233.
18. **Billi, D., Baqué, M., Smith, H. D., McKay C. P.** (2013) Cyanobacteria from extreme deserts to space. *Adv. Microbiol.* **3**, 80–86.
19. **Björkman, O. and Demmig, B.** (1987). Photon yield of O<sub>2</sub> evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77K among vascular plants of diverse origins. *Planta* **170**, 489–504.
20. **Björkman, O., Demming-Adams, B.** (1994). Regulation of photosynthetic light energy capture, conversion, and dissipation in leaves of higher plants. In: 'Ecophysiology of Photosynthesis' (Eds. Schulze, E. D., Caldwell, M. M.) Springer, Berlin, pp. 17–47.
21. **Bouchard, J. N., Roy, S. and Campbell, D. A.** (2006). UVB effects on the photosystem II-D1 protein of phytoplankton and natural phytoplankton communities. *Photochem. Photobiol.* **82**, 936–951.
22. **Broady, P. A.** (1986). Ecology and taxonomy of the terrestrial algae of the Vestfold Hills. In: 'Antarctic Oasis: Terrestrial Environments and History of the Vestfold Hills.' (Ed. Pickard, J.) Academic Press, Sydney, pp. 165–202.
23. **Büchel, C. and Wilhelm, C.** (1993). *In vivo* analysis of slow chlorophyll fluorescence induction kinetics in algae: progress, problems and perspectives. *Photochem. Photobiol.* **58**, 137–148.
24. **Campbell, D. and Öquist, G.** (1996). Predicting light acclimation in cyanobacteria from non-photochemical quenching of PSII fluorescence, which reflects state transitions in these organisms. *Plant Physiol.* **111**, 1293–1298.

25. **Campbell, D., Hurry, V., Clarke, A. K., Gustafsson, P. and Öquist, G.** (1998). Chlorophyll Fluorescence Analysis of Cyanobacterial Photosynthesis and Acclimation. *Microbiol. Mol. Biol. Rev.* **62**, 667–683.
26. **Campbell, D., Zhou, G., Gustafsson, P., Oquist, G. and Clarke, A. K.** (1995). Electron transport regulates exchange of two forms of photosystem II D1 protein in the cyanobacterium *Synechococcus*. *EMBO J.* **14**, 5457–5466.
27. **Catling, D. C., Claire, M. W., Zahnle, K. J., Quinn, R. C., Clark, B. C., Hech, H., Kounaves, S.** (2010). Atmospheric origins of perchlorate on Mars and in the Atacama. *J. Geophys Res.* (1991–2012) Vol. 115.
28. **Clarke, A. K., and Campbell, D.** (1996). Inactivation of the *petE* gene for plastocyanin lowers photosynthetic capacity and exacerbates chilling-induced photoinhibition in the cyanobacterium *Synechococcus*. *Plant Physiol.* **112**, 1551–1561.
29. **Clarke, A. K., Hurry, V. M., Gustafsson, P. and Öquist, G.** (1993). Two functionally distinct forms of the PS II reaction-center protein D1 in the cyanobacterium *Synechococcus* sp. PCC 7942. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **90**, 11985–11989.
30. **Cockell, C. S., Schuerger, A. C., Billi, D. E., Friedmann, I., Panitz, C.** (2005). Effects of a Simulated Martian UV Flux on the Cyanobacterium, *Chromococcidiopsis* sp. 029. *Astrobiol.* **5**(2), 127–140.
31. **Córdoba-Jabonero, C., Zorzano, M.-P., Selsis, F., Patel, M. R., Cockell, C. S.** (2005). Radiative Habitable Zones in Martian Polar Environments. *Icarus* **175**, 360–371.
32. **Darkó, E., Janda, T., Majláth, I., Szopkó, D., Dulai, S., Molnár, I., Türkösi, E., Molnár-Láng, M.** (2014). Salt stress response of wheat-barley addition lines carrying chromosomes from the winter barley “Manas”. *Euphytica* (in press)
33. **Davila, A. F., Willson, D., Coates, J. D. and McKay, C. P.** (2013). Perchlorate on Mars: a chemical hazard and a resource for humans. *J. Astrobiol.*, pp. 1–5.
34. **Demming-Adams, B. and Winter** (1988). Characterisation of three components of non-photochemical fluorescence quenching and their response to photoinhibition. *Aust. J. Plant Physiol.* **15**, 163–178.
35. **Demming-Adams, B., Ebbert, V., Zarter, C. R. and Adams, W. W., III** (2006). Characteristics and species-dependent employment of flexible versus sustained thermal dissipation and photoinhibition. In: ‘Photoprotection, Photoinhibition, Gene Regulation, and Environment’ (Eds. Demmig-Adams, B., Adams, W. W. III., and Mattoo, A. K.) Advances in photosynthesis and respiration, Springer, Dordrecht, pp. 39–48.
36. **Derecho, I., McCoy, K. B., Vaishampayan, P., Venkateswaran, K., and Mogul, R.** (2014). Characterization of Hydrogen Peroxide-Resistant *Acinetobacter* Species Isolated during the Mars Phoenix Spacecraft Assembly. *Astrobiology* Vol. **14**, 837–847.
37. **deVera, J.-P. Dulai, S., Kereszturi, A., Konz, L., Lorek, A., Möhlmann, D., Marschall, M. and Pócs, T.** (2014). Results on the survival of cryptobiotic cyanobacteria samples after exposure to Marslike environmental conditions. *Int. J. Astrobiol.* **13**, 35–44.

38. **Dor, I., Danin, A.** (2001). Life strategies of *Microcoleus vaginatus*: a crust-forming cyanophyte on desert soils. *Nova Hedw. Beiheft* **123**, 317–339.
39. **Dulai, S., deVera, J. P., Kereszturi, A., Koncz, L., Lorek, A., Marschall, M., Möhlmann, D. and Pócs T.** (2013). Surveying the survival of cyanobacteria in cryptobiotic crust under martian conditions. In: '44th Lunar and Planetary Science Conference' Texas, USA 1971.
40. **Dulai, S., deVera, J. P., Kereszturi, A., Koncz, L., Lorek, A., Marschall, M., Möhlmann, D. and Pócs, T.** (2012). First report on the survival of cyanobacteria in Mars simulation chamber in a Hungarian-DLR cooperation. *Eur. Planet. Sci. Cong.* Vol. 7, 877–879.
41. **Dulai, S., Molnár, I. and Lehoczki, E.** (1998). Effects of Growth Temperatures of 5 and 25°C on Long-term Responses of Photosystem II to Heat Stress in Atrazine-resistant and Susceptible Biotypes of *Erigeron canadensis*. *Aust. J. Plant Physiol.* **25**, 145–153.
42. **Dulai, S., Molnár, I., Háló, B. and Molnár-Láng, M.** (2010). Photosynthesis in 7h wheat/barley 'Asakaze komugi'/'Manas' addition line during salt stress. *Acta Agr. Hung.* **58**, 367–376.
43. **Dulai, S., Molnár, I., Szopkó, D., Darkó, É., Vojtkó, A., Sass-Gyarmari, A. and Molnár-Láng, M.** (2014). Wheat-Aegilops biuncialis amphiploids have efficient photosynthesis and biomass production during osmotic stress. *J. Plant Physiol.* **171**, 509–517.
44. **Ehling-Schulz, M. and Scherer, S.** (1999). UV protection in cyanobacteria. *Eur. J. Phycol.* **34**, 329–338.
45. **El Bissati K., Delphin, E., Murata, N., Etienne, A. and Kirilovsky, D.** (2000). Photosystem II fluorescence quenching in the cyanobacterium *Synechocystis* PCC 6803: involvement of two different mechanisms. *Biochim. Biophys. Acta* **1457**, 229–242.
46. **Eldridge, D. J. and Greene, R. S. B.** (1994). Microbial soil crusts: a review of their roles in soil and ecological processes in the rangelands of Australia. *Aust. J. Soil Res.* **32**, 389–415.
47. **Flechtner, R. R.** (2007). North-American deserts microbiotic soil crusts communities. In: 'Algae and cyanobacteria in extreme environment' (Ed. Seckbach, J.) Springer, Berlin, pp. 537–551.
48. **Flexas, J., Bota, J., Galmés, J., Medrano, H., Ribas-Carbó, M.** (2006). Keeping a positive carbon balance under adverse conditions: responses of photosynthesis and respiration to water stress. *Physiol. Plant.* Vol. **127**, 343–352.
49. **Frey, W., Kürschner, H.** (1988). Bryophytes of the Arabian Peninsula and Socotra. Floristics, phytogeography and definition of the Xerothermic Pangaeon element. Studies in Arabian bryophytes 12. *Nova Hedw.* **46**, 37–120.
50. **Friedmann, E. I.** (1971). Light and scanning electron microscopy of the endolithic desert algal habitat. *Phycol.* **10**, 411–428.

51. **Friedmann, E. I.** (1972). Ecology of lithophytic algal habitats in Middle Eastern and North American deserts. In 'Ecophysiological Foundation of Ecosystems Productivity in Arid Zones' (Ed. Rodin, L. E.) Nauka USSR, Leningrad, pp.182–185.
52. **Friedmann, E. I.** (1986). The Antarctic cold desert and the search for traces of life on Mars. *Adv. Space Res.* **6**, 265–268.
53. **Friedmann, E. I.** (1993). Extreme environments, limits of adaptation and extinction. In 'Trends in Microbial Ecology' (Eds. Guerrero, R., Pedros-Alio, C.) *Spanish Soc. Microbiol.* Barcelona, pp. 9–12.
54. **Friedmann, E. I. and Ocampo-Friedmann, R.** (1995). A primitive cyanobacterium as pioneer microorganism for terraforming Mars. *Adv. Space Res.* **15**(3), 243–246.
55. **Friedmann, E. I., Drunk, A. Y., McKay, C. P.** (1994). Limits of life and microbial extinction in the Antarctic desert. *Antarct. J. U. S.* **29**, 176–179.
56. **Friedmann, E. I., Glaun, M.** (1974). Desert algae, lichens and fungi. In 'Desert Biology.' (Ed. Brown, G. W. J.) Academic Press, New York, pp.165–212.
57. **Friedmann, E. I., Ocampo, R.** (1976). Endolithic blue-green algae in the dry valleys: primary producers in the Antarctic desert ecosystem. *Science*, **193**, 1247–1249.
58. **Friedmann, E. I., Ocampo-Friedmann, R.** (1984). Endolithic microorganisms in extreme dry environments: Analysis of a lithobiontic microbial habitat. In 'Current Perspectives in Microbiology' (Eds. Klung, M. J., Reddy, C. A.) *Amer. Soc. Microbiol.* Washington, pp.177–185.
59. **Friedmann, I., Lipkin, Y., Ocampo-Paus, R.** (1967). Desert algae of the Negev (Israel). *Phycol.* **6**, 185–195.
60. **Fufezan, C., Gross, C. M., Sjödin, M., Rutherford, A. W., Krieger-Liszkay, A. and Kirilovsky, D.** (2007). Influence of the redox potential of the primary quinone electron acceptor on photoinhibition in photosystem II. *J. Biol. Chem.* **282**, 12492–12502.
61. **Gánti, T., Bérczi, Sz., Horváth, A., Kereszturi, A., Pócs, T., Sik, A., Szathmáry, E.** (2006). Hypothetical time sequence of the morphological changes in global and local levels of the dark dune spots in polar regions of Mars. *37<sup>th</sup> Lunar Planet. Sci. Conf.* abstract 1918
62. **Gánti, T., Horváth, A., Gesztesi, A., Bérczi, Sz., Szathmáry, E.** (2003). Dark Dune Spots: Possible Biomarkers on Mars? *Orig. Life Evol. Biosph.* **33**, 515–557.
63. **Gánti, T., Pócs, T., Bérczi, Sz., Horváth, A., Kereszturi, A., Sik, A., Szathmáry, E.** (2009). Ideal microhabitats on mars: the astrobiological potential of polar dunes. *40<sup>th</sup> Lunar Planet. Sci. Conf.* 1618.
64. **Garcia-Pichel, F., Bebout, B. M.** (1996). The penetration of UV radiation into shallow water sediments: high exposure for photosynthetic communities. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **131**, 257–261.
65. **Garcia-Pichel, F., Castenholz, R. W.** (1991). Characterization and biological implications of scytonemin a cyanobacterial sheath pigment. *J. Phycol.*, **27**, 295–409.



66. **Garcia-Pichel, F., Castenholz, R. W.** (1993). Occurrence of UV-absorbing, mycosporine-like compounds among cyanobacterial isolates and an estimate of their screening capacity. *Appl. Environ. Microbiol.* **59**, 163–169.
67. **Garcia-Pichel, F., Castenholz, R. W.** (1994). On the significance of solar ultraviolet radiation for the ecology of microbial mats. In: 'Microbial mats. Structure, Development and Environmental Significance' (Eds. Stahl, L. J., Camuette, P.) Springer, Heidelberg, pp. 77–84.
68. **Garcia-Pichel, F., Sherry, N. D., Castenholz, R. W.** (1992). Evidence for an ultraviolet sunscreen role of the extracellular pigment scytonemin in the terrestrial cyanobacterium *Chlorogloeopsis* spp. *Photochem. Photobiol.* **56**, 17–23.
69. **Geerts, D., Schubert, H., de Vrieze, G., Borrias, M. Matthijs, H. C. P. and Weisbeek, P. J.** (1994). Expression of *Anabaena* PCC 7937 plastocyanin in *Synechococcus* PCC 7942 enhances photosynthetic electron transfer and alters the electron distribution between photosystem I and cytochrome-c oxidase. *J. Biol. Chem.* **269**, 28068–28075.
70. **Genty, B., Briantais, J. M. and Baker, N. R.** (1989). The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochim. Biophys. Acta* **990**, 87–92.
71. **Gilichinsky, D. A., Wagener, S., Vishnivetskaya, T.A.** (1995). Permafrost microbiology. *Perm. Perigl. Proc.* **6**, 281–291.
72. **Gilmore, A. M.** (1997). Mechanistic aspects of xanthophyll cycle dependent photoprotection in higher plant chloroplasts and leaves. *Physiol. Plant.* **99**, 197–209.
73. **Gilmore, A. M. and Yamamoto, H. Y.** (1993). Biochemistry of xanthophyll-dependent nonradiative energy dissipation. In 'Photosynthetic responses to the environment' (Eds. Yamamoto, H. Y. and Smith, C. M.) *Am. Soc. Plant Physiol.* Rockville, Md. pp. 160–165.
74. **Giorgio, M., Trinei, M., Migliaccio, E. and Pelicci, P. G.** (2007). Hydrogen peroxide: a metabolic by-product or a common mediator of ageing signals? *Nat. Rev. Mol. Cell Biol.* **9**, 722–728.
75. **Golden, S. S., Brusslan, J. and Haselkorn, R.** (1986). Expression of a family of *psbA* genes encoding a photosystem II polypeptide in the cyanobacterium *Anacystis nidulans* R2. *EMBO J.* **5**, 2782–2798.
76. **Golubič, S.** (1967). Algenvegetation der Felsen, eine ökologische Algenstudie im dinarischen Karstgebiet (Algal vegetation on cliffs, an ecological study of algae in the Dinaric karstic region). *Binnengewässer* **23**, 1–183.
77. **Gressel, J.** (1986). In 'Pesticide Resistance: Strategies and Tactics for Management.' (Eds. Glass, E. W., Chairmann) National Academy Press, Washington, D. C. pp. 54–73.
78. **Gusta, L. V., Wisniewski, M., Nesbitt, N. T., Gusta, L. L.** (2004). The effect of water, sugars and proteins on the pattern of ice nucleation and propagation in acclimated and nonacclimated canola leaves. *Plant Physiol.* **135**, 1642–1653

79. **Halliwell, B.** (1984). Chloroplast Metabolism. The structure and function of chloroplasts in green plant cells., Oxford University Press, *New Phytol.* 73 pp. 377–420.
80. **He, Q., Dolganov, N., Bjorkman, O. and Grossman, A. R.** (2001). The High light-inducible polypeptides in *Synechocystis* PCC 6803. Expression and function in high light. *J. Biol. Chem.* 276, 306–314.
81. **He, Y-Y., Klisch, M. and Häder, D. P.** (2002). Adaptation of cyanobacteria to UV-B stress correlated with oxidative stress and oxidative damage. *Photochem. Photobiol.* 76, 188–196.
82. **Hecht, M.H., Kounaves, S.P., Quinn, R.C., West, S.J., Young, S.M.M., Ming, D.W., Catling, D.C., Clark, B.C., Boynton, W.V., Hoffman, J., et al.,** (2009). Detection of perchlorate and the soluble chemistry of Martian soil at the Phoenix Lander site. *Sci.* 325, 64–67.
83. **Hideg, E., Kálai, T., Hideg, K., Vass, I.,** (2000). Do oxidative stress conditions impairing photosynthesis in the light manifest as photoinhibition? *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 355, 1511–1516.
84. **Hideg, E., Spetea, C., Vass, I.** (1994). Singlet oxygen and free radical production during acceptor- and donor-side-induced photoinhibition. Studies with spin trapping EPR spectroscopy. *Biochim. Biophys. Acta* 1186, 143–152.
85. **Hirano, M., Satoh, K. and Katoh, S.** (1980). Plastoquinone as a common link between photosynthesis and respiration in blue-green alga. *Photosynth. Res.* 1, 149–162.
86. **Horton, P. and Hauge** (1988). Studies on the induction of chlorophyll fluorescence in isolated barley protoplasts. IV. Resolution of non-photochemical quenching. *Biochim. Biophys. Acta* 932, 107–5115.
87. **Horton, P. and Ruban, A. V.** (1992). Regulation of photosystem II. *Photosynth. Res.* 34, 375–385.
88. **Horton, P., Ruban, A. V., Rees, D., Pascal, A. A., Noctor, G. and Young, A. J.** (1991). Control of the light-harvesting function of chloroplast membranes by aggregation of the LHC II chlorophyll protein complex. *FEBS Lett.* 292, 1–4.
89. **Horváth, A., Bérczi, Sz., Gánti, T., Gesztesi, A., Szathmáry, E.** (2002a). The ‘Inca City’ Region of Mars: Test field for Dark Dune Spots Origin. *Lunar Planet. Sci. Conf.* 33, 1109.
90. **Horváth, A., Gánti, T., Bérczi, Sz., Pócs, T., Kereszturi, Á., Sik, A.** (2006). Marsi sötét dűnefoltok: az élet lehetősége a Marson? *Magyar Tudomány* 11, 1357–1373.
91. **Horváth, A., Gánti, T., Gesztesi, A., Bérczi, Sz., Szathmáry, E.** (2001). Probable evidences of recent biological activity on Mars: appearance and growing of dark dune spots in the South Polar region. *Lunar Planet. Sci. Conf.* XXXII 1543.
92. **Horváth, A., Gánti, T., Gesztesi, A., Bérczi, Sz., Szathmáry, E.** (2002b). Morphological analysis of the Dark Dune Spots on Mars: new aspects in biological interpretation. *Lunar Planet. Sci.* 33, 1108.

93. **Hovenden, M. J. and Seppelt, R. D.** (1995). Utility of modulated fluorescence in measuring photosynthetic activity of Antarctic plants: field and laboratory studies. *Aust. J. Plant Physiol.***22**, 321–330.
94. **Imlay, J. A.** (2003). Pathways of oxidative damage. *Annu. Rev. Microbiol.***57**, 395–418.
95. **Jensen, M. and Siebke, K.** (1997). Fluorescence imaging of lichens in the macro scale. *Symbiosis***23**, 183–195.
96. **Johansen, J. R.** (1993). Cryptogamic crusts of semiarid and arid lands of North America. *J. Phycol.***29**, 140–147.
97. **Jones, L. W. and Myers, J.** (1963). A common link between photosynthesis and respiration in a blue-green alga. *Nature***199**, 670–672.
98. **Kahn, R.** (1985). The evolution of CO<sub>2</sub> on Mars. *Icarus***62**, 175–190.
99. **Kautsky, H., and Hirsch, A.** (1931). Neue versuche zur kohlenstoffassimilation. *Naturwissenschaften***19**, 964–975.
100. **Kereszturi, A., Appéré, T.** (2014). Searching for springtime zonal liquid interfacial water on Mars. *Icarus***238**, 66–76.
101. **Kereszturi, A., Dulai, S., Marschall, M., Pócs, T., Pócs Tamásné** (2014). The Chott el Jerid Mars analog expedition. *45<sup>th</sup> Lunar Planet. Sci. Conf.* Texas, USA. 1357.
102. **Kieffer, H. H., Titus, T.N., Mullins, K.F. and Christensen, P.R.** (2000). Mars south polar spring and summer behavior observed by TES: seasonal cap evolution controlled by frost grain size. *J. Geophys. Res.* **105(E4)**, 9653–9700.
103. **Klein, H. P.** (1999). Did Viking discover life on Mars? *Orig. Life Evol. Biosph.* **29**, 625
104. **Kojima, K., Oshita, M., Nanjo, Y., Kasai, K., Tozawa, Y., Hayashi, H., & Nishiyama, Y.** (2007). Oxidation of elongation factor G inhibits the synthesis of the D1 protein of Photosystem II. *Mol. Microbiol.***65**, 936–947.
105. **Kok, B.** (1956). On the inhibition of photosynthesis by intense light. *Biochim. Biophys. Acta***21**, 234–244.
106. **Komáromi, P. Zs.** (1979). Algal flora of Hungarian sandy soils, I. Some algological investigations in Kiskunság National Park, Hungary. *Ann. Hist.-Nat. Mus. Nat. Hung***71**, 57–63.
107. **Komáromi, P. Zs.** (1980). Algae living on the shore of some Hungarian astatic salt lakes. *Ann. Hist.-Nat. Mus. Nat. Hung***72**, 73–79.
108. **Komáromi, P. Zs.** (1983). A comparative study on the algal synusia of Hungarian grasslands and deciduous forests. *Ann. Hist.-Nat. Mus. Nat. Hung***76**, 73–81.
109. **Komáromi, P. Zs.** (1984). The algal synusia of solonetz, solonchak and solonchak-solone soils in Hungary. *Ann. Hist.-Nat. Mus. Nat. Hung* **76**, 73–81.
110. **Komáromi, P. Zs.** (1985). The role of algal synusia of grassland in successional processes in Hungary. *Ann. Hist.-Nat. Mus. Nat. Hung*, **77**, 97–102.

111. **Komáromy, P. Zs.** (1976). Soil algal growth types as edaphic adaptation in Hungarian forest and grass steppe ecosystems. *Acta Bot. Acad. Sci. Hung.* **22**, 373–379.
112. **Kooten, O., Snel, J. F. H.** (1990) The use of chlorophyll fluorescence nomenclature in plant stress physiology. *Photosynth. Res.* **25**, 147–150.
113. **Kounaves, S.P., Hecht, M.H., Kapit, J., Quinn, R.C., Catling, D.C., Clark, B.C., Ming, D.W., Gospodinova, K., Hredzak, P., McElhoney, K.,** (2010). Soluble sulfate in the martian soil at the Phoenix landing site. *GRL* **37**, L09201.
114. **Krause, G. H., and Weiss, E.** (1991). Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: The basics. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* **42**, 313–349.
115. **Krupa, J.** (1984). Anatomical structure of moss leaves and their photosynthetic activity. *Acta. Soc. Bot. Pol.* **53**, 43–51.
116. **Kyle, D. J., Ohad, I., Arntzen, C. J.** (1984). Membrane protein damage and repair. Selective loss of a quinone-protein function in chloroplasts membranes. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **81**, 4070–4074.
117. **Latifi, A., Ruiz, M. and Zhang, C-C.** (2009). Oxidative stress in cyanobacteria. *FEMS Microbiol. Rev.* **33**, 258–278.
118. **Lehoczki, E., Laskay, G., Gaal, I. and Szigeti, X.** (1992). Mode of action of paraquat in leaves of paraquat-resistant *Conyza canadensis* (L.) *Cronq. Plant, Cell and Environment* **15**, 531–539.
119. **Leisner, J. M. R., Green, T. G. A. and Lange, O. L.** (1997). Photobiont activity of a temperate crustose lichen: long-term chlorophyll fluorescence and CO<sub>2</sub> exchange measurements in the field. *Symbiosis* **23**, 165–182.
120. **Lichtenthaler, H. K., Meier, D., Bushmann, C.** (1984). Development of chloroplasts at high and low light quanta fluence rates. *J. Bot.* **33**, 185–194.
121. **Lin, Y., Hirai, M., Kashino, Y., Koike, H., Tuzi S. and Satoh K.** (2004). Tolerance to freezing stress in cyanobacteria, *Nostoc commune* and some cyanobacteria with various tolerances to drying stress. *Polar Biosci.* **17**, 56–68.
122. **Liu, X. G., Zhao, J. J. and Wu, Q. Y.** (2005). Oxidative stress and metal ions effects on the cores of phycobilisomes in *Synechocystis* sp. PCC 6803. *FEBS. Lett.* **579**, 4571–4576.
123. **Lüttge, U., Büdel, B., Ball, E., Strube, F. and Weber, P.** (1995). Photosynthesis of terrestrial cyanobacteria under light and desiccation stress as expressed by chlorophyll fluorescence and gas exchange. *J. Exp. Bot.* **46**, 309–319.
124. **Malin, Edgett, K. S.** (2000). Frosting and Defrosting of Martian Polar Dunes. *Lunar Planet. Sci. Conf.* XXXI, 1056.
125. **Marschall, M., Dulai, S., Kereszturi, A.** (2012). Migrating and UV screening subsurface zone on Mars as target for the analysis of photosynthetic life and astrobiology. *Planet. Space Sci.* **72**, 146–153.
126. **Mehler, A. H.** (1951). Studies on reactions of illuminated chloroplasts. I. Mechanisms of the reduction oxygen and other hill reagents. *Arch. Biochem. Biophys.* **33**, 65–77.

127. Metz, J, Pakrasi, H., Seibert, M., Arntzer, C. (1986). Evidence for a dual function of the herbicide-binding D1 protein in photosystem II. *FEBS Letters* **205**, 269.
128. Meunier, P. C., Burnap, R. L. and Sherman, L. A. (1995). Interaction of the photosynthetic and respiratory electron transport chains producing slow O<sub>2</sub> signals under flashing light in *Synechocystis* sp. PCC 6803. *Photosynth. Res.* **45**, 31–40.
129. Miller, A. G., Espie, G. S. and Canvin, D. T. (1990). Active transport of inorganic carbon increases the rate of O<sub>2</sub> photoreduction by the cyanobacterium *Synechococcus* UTEX 625. *Plant Physiol.* **88**, 6–9.
130. Miller, A. G., Espie, G. S. and Canvin, D. T. (1991). The effects of inorganic carbon and oxygen on fluorescence in the cyanobacterium *Synechococcus* UTEX 625. *Can. J. Bot.* **69**, 1151–1160.
131. Mitchell, D. L., Karentz, D. (1993). The induction and repair of DNA photodamage in environment. In 'Environmental UV Phytobiology' (Eds. Young, A. R., Björn, L. O., Moan, J., Nultsch, W.) Plenum Press, New York pp. 345–377.
132. Mohlmann, D. (2004). Water in the upper Martian surface at mid- and lowlatitudes: Presence, state, and consequences. *Icarus* **168**, 318–323.
133. Mohlmann, D. and Thomsen, K. (2011). Properties of cryobrines on Mars. *Icarus* **212**, 123–130.
134. Moore, P. D. (1998). Life in the upper crust. *Nature* **393**(4), 419–420.
135. Mueller, D. R., Vincent, W. F., Pollard, W. H., Fritsen, C. H. (2001). Glacial cryoconite ecosystems: a bipolar comparison of algal communities and habitats. *Nova Hedw.* **123**, 173–197.
136. Mullineaux, C. W., Tobin, M. J. and Jones, G. R. (1997). Mobility of photosynthetic complexes in thylakoid membranes. *Nature* **390**, 421–424.
137. Myers, J., Graham, J. R. and Wang, R. T. (1980). Light harvesting in *Anacystis nidulans* studied in pigment mutants. *Plant Physiol.* **66**, 1144–1149.
138. Nishiyama, Y., Allakhverdiev, S. I., Murata, N. (2006). A new paradigm for the action of oxygen species in the photoinhibition of photosystem II. *Biochim. Biophys. Acta* **1757**, 742–749.
139. Nishiyama, Y., Allakhverdiev, S. I., Yamamoto, H., Hayashi, H. and Murata, N. (2004). Singlet oxygen inhibits the repair of photosystem II by suppressing the translation elongation of the D1 protein in *Synechocystis* sp. PCC 6803. *Biochem.* **43**, 11321–11330.
140. Nishiyama, Y., Yamamoto, H., Allakhverdiev, S. I., Inaba, M., Yokota, A. and Murata, N. (2001). Oxidative stress inhibits the repair of photodamage to the photosynthetic machinery. *EMBO J.* **20**, 5587–5594.
141. Obermayer, W., Poelt, J. (1992). Contributions to the knowledge of the lichen flora of the Himalayas III. On *Lecanora somervellii* Paulson (lichenized Ascomycotina, Lecanoraceae). *Lichenologist* **24**, 111–117.



142. **Ohnishi, N., Allakhverdiev, S. I., Takahashi, S., Higashi, S., Watanabe, M., Nishiyama, Y., Murata, N.** (2005). Two-step mechanism of photodamage to photosystem II: step 1 occurs at the oxygen-evolving complex and step 2 occurs at photochemical reaction centre. *Biochem.* **44**, 8494–8499.
143. **Oren, A.** (1993). Ecology of extremely halophilic microorganisms. In “*The biology of halophilic bacteria*.” (Eds. Vreeland, R. H. and Hochstein, L. I. ) C. R. C. Press Boca Raton, pp. 25–53.
144. **Oren, A. and Seckbach, J.** (2001). Oxygenic photosynthetic microorganisms in extreme environments. In ‘Algae and extreme environments - ecology and physiology’ (Eds. Elster, J., Seckbach, J., Vincent, W. and Lhotsky, O.) *Nova Hedw. Beiheft* **123**, 13–31.
145. **Osmond, C. B., Austin, M. P., Berry, J. A., Billings, W. D., Boyer, J. S., Dacey, W. J. H., Nobel, P. S., Smith, S. D. and Winter, E.** (1986). Stress physiology and the distribution of plants. *BioScience* **37**, 38–48.
146. **Papageorgiou, G. C.** (1996). The photosynthesis of cyanobacteria (blue bacteria) from the perspective of signal analysis of chlorophyll *a* fluorescence. *J. Sci. Ind. Res.* **55**, 596–617.
147. **Patela, M. R., Zarneckia, J. C., Catling, D. C.** (2002). Ultraviolet radiation on the surface of Mars and the Beagle 2 UV sensor. *Planet. Space Sci.* **50**, 915–927.
148. **Patova, E., Sivkov, M.** (2001). Diversity of soil Cyanophyta, CO<sub>2</sub>-gas exchange and acetylene reduction of the soil crust in the cryogenic soils (East-European tundra). *Nova Hedw. Bieheft*, **123**, 387–395.
149. **Pócs, T.** (2006). Role of the cryptobiotic crust in the land ecosystems (hung. language: A kryptobiotikus kéreg és szerepe a szárazföldi ökoszisztémákban). In ‘Székkfoglalók a Magyar Tudományos Akadémián 2001. Élettudományok’ (Ed. Vizi, E. Sz.). MTA, Budapest, pp. 439–478.
150. **Pócs, T.** (2008). Cyanobacterial crust types, as strategies for survival in extreme habitats. *Acta Bot. Hung.* **51(1-2)**, 147–178.
151. **Potts, M.** (1994). Desiccation tolerance of procaryotes. *Microbiol. Rev.* **58**, 755–805.
152. **Potts, M., Friedmann, E. I.** (1981). Effects of water stress on cryptoendolithic Cyanobacteria from hot desert rocks. *Arch. Microbiol.*, **130**, 267–271.
153. **Proctor, M.C.F.** (1981). Physiological ecology of bryophytes. *Adv. Biol.* **1**, 79–166.
154. **Proteau, P. J., Gerwich, W. H., Garcia-Pichel, F., Castenholz, R.** (1993). The structure of scytonemin, an ultraviolet sunscreen pigment from the sheaths of cyanobacteria. *Experimentia* **49**, 826–829.
155. **Quesada, A., Vincent, W.F.** (1997). Strategies of adaptation by Antarctic cyanobacteria to ultraviolet radiation. *Eur. J. Phycol.* Vol. **32**, 335–342.
156. **Rakhimberdieva, M., Stadnichuk, I., Elanskaya, I. and Karapetyan, N. V.** (2004). Carotenoid-induced quenching of the phycobilisome fluorescence in photosystem II-deficient mutant of *Synechocystis* sp. *FEBS Lett.* **574**, 85–88.

157. **Rascher, U., Lakatos, M., Büdel, B. and Lüttge, U.** (2003). Photosynthetic field capacity of cyanobacteria of a tropical inselberg of the Guiana Highlands. *Eur. J. Phycol.* **38**, 247–256.
158. **Reed, R. H., Richardson, D. L., Warr, S. R. C., Stewrt, W. D. P.** (1984). Carbohydrate accumulation and osmotic stress in cyanobacteria. *J. Gen. Microbiol.* **130**, 1–4.
159. **Rikkinen, J.** (1995). What's behind the pretty colours? A study on the photobiology of lichens. *Bryobrothera* **4**, 1–239.
160. **Rothschild, L. J.** (1995). A “cryptic” Microbial Mat: A New Model Ecosystem for Extant Life on Mars. *Adv. Space Res.* **15**, 223–228.
161. **Rothschild, L. J., Mancinelli, R. L.** (2001). Life in extreme environments. *Nature* **409**, 1092–1101.
162. **Ruban, A. V., and Horton, P.** (1992). Mechanism of  $\Delta$ pH-dependent dissipation of absorbed excitation energy by photosynthetic membranes I. Spectroscopic analysis of isolated light-harvesting complexes. *Biocim. Biophys. Acta* **1102**, 30–38.
163. **Ruban, A. V., Walters, A. G. and Horton, P.** (1992). The molecular mechanism of the control of excitation energy dissipation in chloroplast membranes; inhibition of  $\Delta$ pH-dependent quenching of chlorophyll fluorescence by dicyclohexylcarbodiimide. *FEBS Lett.* **309**, 175–179.
164. **Sass, L., Spetea, C., Mate, Z., Nagy, F., and Vass, I.** (1997). Repair of UV-B induced damage of photosystem II via *de novo* synthesis of the D1 and D2 reaction centre subunits in *Synechocystis* sp. PCC 6803. *Photosynth. Res.* **54**, 55–62.
165. **Scherer, S., Stürzl, E. and Böger, P.** (1982). Interaction of respiratory and photosynthetic electron transport in *Anabaena variabilis* Kütz. *Microbiol.* **132**, 333–337.
166. **Schreiber, U.** (1994). New emitter-detector-cuvette assembly for measuring modulated chlorophyll fluorescence of highly diluted suspensions in conjunction with the standard PAM fluorometer. *Z. Naturforsch.* **49**, 646–656.
167. **Schreiber, U., Endo, T., Mi, H. and Asada, K.** (1995). Quenching analysis of chlorophyll fluorescence by the saturation pulse method: particular aspects relating to the study of eukaryotic algae and cyanobacteria. *Plant Cell Physiol.* **36**, 873–882.
168. **Schubert, H., Matthijs, H. and Mur, L.** (1995). In vivo assay of P700 redox changes in the cyanobacterium *Fremyella diplosiphon* and the role of cytochrome-c-oxidase in regulation of photosynthetic electron transfer. *Photosynthetica* **31**, 517–527.
169. **Shevela, D., Pischalnikov, R. Y., Eichacker, L. A. and Govindjee** (2013). Oxygenic photosynthesis in cyanobacteria. In.: ‘Stress Biology in cyanobacteria’ (Eds. Srivastava, A. K., Rai, A. N., Neilan, B. A.) CRC Press, Boca Raton, pp. 3–40.
170. **Smirnoff, N.** (1993). The role of active oxygen in response of plants to water deficit and desiccation. *New Phytol.* **125**, 27–58.

171. **Steponkus, P.L.** (1984). Role of the plasma membrane in freezing injury and cold acclimation. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 35, 543–584.
172. **Strandling, D. A., Thygerson, T., Walker, J. A., Smith, B. N., Hansen, L. D., Criddle, R. S., Pendleton, R. L.** (2002). Cryptogamic crust metabolism in response to temperature, water vapor, and liquid water. *Thermochim. Acta* 394, 219–225.
173. **Strasser, R. J., Srivastava, A. and Govindjee** (1995). Polyphasic chlorophyll-*a* fluorescence transient in plants and cyanobacteria. *Photochem. Photobiol.* 61, 32–42.
174. **Straub, K. L., Benz, M., Schink, B., Widdel, F.** (1996). Anaerobic, nitrate-dependent microbial oxidation of ferrous iron. *Appl. Environ. Microbiol.* 34, 1458–1460.
175. **Summers, L. A.** (1980). The bipyridilium herbicides. Academic Press, pp. 1–449.
176. **Sundberg, B., Campbell, D. and Palmqvist, K.** (1997). Predicting CO<sub>2</sub> gain and photosynthetic light acclimation from fluorescence yield and quenching in cyanolichens. *Planta* 201, 138–145.
177. **Szabó, I., Bergantino, E. and Giacometti, G. M.** (2005). Light and oxygenic photosynthesis: energy dissipation as a protection mechanism against photo-oxidation. *EMBO J.* 7, 629–634.
178. **Szathmáry, E., Gánti, T., Pócs, T., Horváth, A., Kereszturi, Á., Bérczi, Sz., Sik, A.** (2007). Life in the Dark Dune Spots of Mars: A Testable Hypothesis. In: 'Astrobiology' (Ed. Pudritz et al.) Cambridge University Press, Cambridge pp. 241–262.
179. **Takács, Z., Csintalan, Zs., Sass, L., Laitat, E., Vass, I., Tuba, Z.** (1999). UV-B tolerance of bryophyte species with different degree of desiccation tolerance. *J. Photochem. Photobiol. B.* 48, 210–215.
180. **Tosca, N. J., Knoll, A.H. and McLennan, S. M.** (2008). Water activity and the challenge for life on early Mars. *Science* 320, 1204.
181. **Tuba, Z.** (1987). Light temperature and desiccation responses of CO<sub>2</sub> exchange in desiccation tolerant moss, *Tortula ruralis*. In 'Proceedings of the IAB Conference of Bryoecology, Budapest-Vácrátót Hungary 5-10 August' (Eds. Pócs, T., Simon, T., Tuba, Z. and Podani, J.) Akadémiai Kiadó, Budapest pp.137–150.
182. **Tuba, Z., Csintalan, Zs. and Proctor, M. C. F.** (1996). Photosynthetic responses of a moss, *Tortula ruralis* (Hedw.) Gaertn. et al. ssp. *ruralis*, and the lichens *Cladonia convoluta* (Lam.) P. Cout. and *C. furcata* (Huds.) Schrad. to water deficit and short periods of desiccation, and their eco-physiological significance: a baseline study at present-day CO<sub>2</sub> concentration. *New. Phytol.* 133, 353–361.
183. **Tuba, Z., Lichtenthaler, H. K., Csintalan, Zs., Nagy, Z. and Sente, K.** (1994). Reconstitution of chlorophylls and photosynthetic CO<sub>2</sub> assimilation in the desiccated poikilochlorophyllous plant *Xerophyta scabrida* upon rehydration. *Planta* 192, 414–420.
184. **Tuba, Z., Proctor, M. C. F., Csintalan, Zs.** (1998). Ecophysiological responses of homiochlorophyllous and poikilochlorophyllous dessication tolerant plants: A comparison and an ecological perspective. *Plant Growth Regul.* 24, 211–217.

185. **Vallentyne, J.** (1955). Sedimentary chlorophyll determination as a palaeobotanical method. *Can. J. Bot.* **33**, 304–313.
186. **Vartak, V., Bhargava, S.** (1999). Photosynthetic Performance and Antioxidant Metabolism in a Paraquat-Resistant Mutant of *Chlamydomonas reinhardtii* L. *Pesticide Biochemistry and Physiology* Vol. **64**, pp. 9–15.
187. **Vass, I., Kirilovsky, D. and Etienne, A. L.** (1999). UV-B radiation-induced donor- and acceptor-side modifications of photosystem II in the cyanobacterium *Synechocystis* sp. PCC 6803. *Biochem.* **38**, 12786–12794.
188. **Vass, I., Tyrting, S., Hundal, T., Koivuniemi, A., Aro, E. M.** (1992). The reversible and irreversible intermediates during photoinhibition of photosystem II – stable reduced  $Q_A$  species promote chlorophyll triplet formation. *Natl. Acad. Sci. USA* **89**, 1408–1412.
189. **Vernotte, J. M., Etienne, A. L., Briantais, J. M.** (1979). Quenching of the system II chlorophyll fluorescence by the plastoquinone pool. *Biochim. Biophys. Acta* **545**, 519–527.
190. **Viscniivetskaja, T. A., Rokhina, L. G., Spirina, E. V., Shatiolovich, A. V., Vorobyova, E. A., Gilichinsky, D. A.** (2001). Ancient viable phototrophs within the permafrost. *Nova Hedw. Beiheft* **123**, 427–441.
191. **Vizi, P. G., Dulai, S., Marschall, M., Bérczi, Sz., Horváth, A., Hudoba, Gy. Pócs, T.** (2013). Possible identification method for martian surface organisms by using a new strategy of nano-robots. *44<sup>th</sup> Lunar Planet. Sci. Conf.* pp. 2281.
192. **Walters, R. G. and Horton, P.** (1991). Resolution of components of non-photochemical quenching in barley leaves. *Photosynth. Res.* **27**, 121–133.
193. **Warr, S. R. C., Reed, R. H., Stewart, W. D. P.** (1988). The compatibility of osmotica in cyanobacteria. *Plant, Cell, Environ.* **11**, 137–142.
194. **Yao, D., Kieselbach, T., Komenda, J., Promnares, K., Prieto, M. A., Tichy, M., Vermaas, W. and Funk, C.** (2007). Localization of the small CAB-like proteins in photosystem II. *J. Biol. Chem.* **282**, 267–276.
195. **Zakhia, F., Jungblut, A.-D., Taton, A., Vincent W. F. and Wilmotte A.** (2008) Cyanobacteria in Cold Ecosystems. In “Psychrophiles: from Biodiversity to Biotechnology” Springer, Berlin-Heidelberg 2008, pp. 121–135.